

# PROTOPLASMA MONOGRAPHIEN

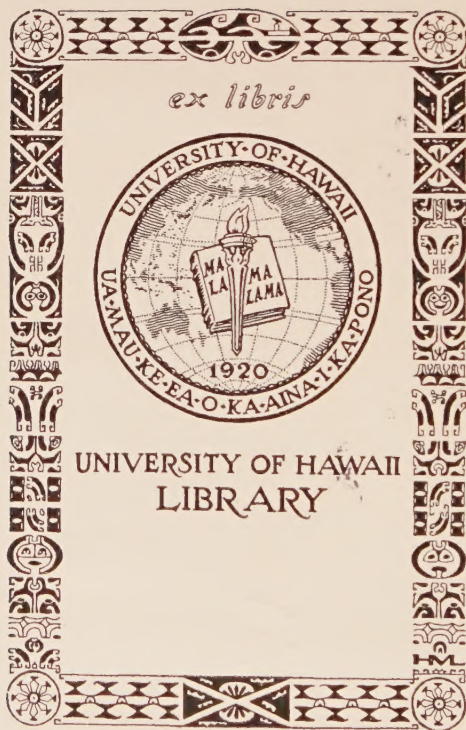
FÜNFTER BAND

## LA PHYSICO-CHIMIE DE LA SEXUALITÉ

PAR


PH. JOYET-LAVERGNE

Verlag Gebrüder Borntraeger Berlin









Digitized by the Internet Archive  
in 2023 with funding from  
Kahle/Austin Foundation



**PROTOPLASMA-MONOGRAPHIEN**

VOLUME V

**JOYET-LAVERGNE**

**LA PHYSICO-CHIMIE DE LA SEXUALITÉ**

---

# Protoplasma-Monographien

Herausgegeben von R. CHAMBERS (New York), E. FAURÉ-FREMIET (Paris),  
H. FREUNDLICH (Berlin), E. KÜSTER (Gießen), F. E. LLOYD (Montreal),  
H. SCHADE (Kiel), W. SEIFRIZ (Philadelphia), J. SPEK (Heidelberg), W. STILES  
(Birmingham). Redig. von F. WEBER (Graz) u. L.V. HEILBRUNN (Philadelphia)

---

VOLUME V

## La physico-chimie de la sexualité

par

Ph. Joyet-Lavergne

Professeur au Lycée Condorcet

Maître de Conférences à l'École Normale supérieure de Sèvres

Directeur adjoint à l'École des Hautes Études

Avec une Préface du Professeur d'Arsonval

Membre de l'Institut et de l'Académie de Médecine

---

12 figures dans le texte

---

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1931

# LA PHYSICO-CHIMIE DE LA SEXUALITÉ

par

Ph. Joyet-Lavergne

Professeur au Lycée Condorcet

Maître de Conférences à l'École Normale supérieure de Sèvres

Directeur adjoint à l'École des Hautes Études

Avec une Préface du Professeur d'Arsonval

Membre de l'Institut et de l'Académie de Médecine

---

12 figures dans le texte

---

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1931



Alle Rechte,  
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten  
Copyright 1930 by Gebrüder Borntraeger in Berlin

Druck der Buchdruckerei des Waisenhauses in Halle (Saale)

Printed in Germany

Q4597  
p940  
V.5

## PRÉFACE

DE MONSIEUR D'ARSONVAL,  
PROFESSEUR AU COLLÈGE DE FRANCE, MEMBRE DE  
L'INSTITUT ET DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

La fonction vitale par excellence est celle de la reproduction. A ce titre la question si complexe de la sexualité constitue un des problèmes fondamentaux de la Biologie générale.

Dans le présent ouvrage, M<sup>r</sup> JOYET LAVERGNE aborde la question au point de vue physico-chimique par un remarquable travail de synthèse qui constitue le premier du genre.

Cette étape dans l'évolution des sciences biologiques était prévue parce qu'elle est logique et normale.

En présence de l'innombrable variété des êtres vivants ce qui frappe tout d'abord l'observateur c'est la multitude de leurs formes résultant d'agrégats cellulaires de nature différente, d'où la morphologie comme début de ces études.

La physiologie classique étudie le fonctionnement d'agrégats cellulaires homogènes constituant les systèmes organiques ainsi que la subordination de ces divers systèmes dont l'ensemble harmonique résume l'être vivant. Sa méthode d'investigation de prédilection, pour ne pas dire sa méthode unique, est la vivisection qui procède par ablation, section ou excitation des divers organes. Cette physiologie a donné les beaux résultats que l'on connaît entre les mains de ses fondateurs, MAGENDIE, CLAUDE BERNARD, et de leurs élèves.

Cette physiologie est celle qui s'appliqua tout d'abord le plus directement à l'homme et aux animaux supérieurs en ce qu'elle put éclairer le fonctionnement des grands mécanismes vitaux: innervation, circulation, respiration, locomotion, etc. . . Mais à coté des mécanismes vitaux, quelle que soit leur importance, il y a les phénomènes vitaux qui sont indépendants de la forme cellulaire puisqu'on les retrouve intégralement dans le protoplasma amorphe.

1940 Dec 11.6  
echenst 64916

Pour étudier la vie de la cellule et a fortiori la vie du protoplasma libre, la vivisection et la morphologie perdent tous les avantages qu'elles avaient pour l'étude des mécanismes vitaux. Elles deviennent impuissantes. C'est CLAUDE BERNARD lui-même qui a proclamé leur insuffisance en fondant la physiologie générale. C'est à son instigation en effet qu'ont été créés les premiers laboratoires de chimie et de physique biologiques où les propriétés de la matière vivante sont étudiées indépendamment des formes variées que les conditions de milieu peuvent lui faire prendre.

C'est en se plaçant à ce point de vue très général que M. JOYET-LAVERGNE a poursuivi l'étude de la sexualisation dans le cytoplasma. A la lecture de la Physicochimie de la sexualité on s'aperçoit que les notions qui se dégagent de l'étude critique des divers problèmes resteraient presque toujours fort vagues si on faisait abstraction des travaux de l'auteur.

En dirigeant ses recherches dans des voies un peu négligées jusqu'à ce jour par les cytologistes, M. JOYET-LAVERGNE a pu apporter des résultats assez nets pour envisager les problèmes de la sexualité sous un aspect tout à fait nouveau. L'effort qu'il a fait dans cette direction nous apporte le moyen de comprendre des questions particulièrement complexes. De nombreux résultats difficiles à interpréter et sans liens apparents entre eux prennent, à la lumière des notions nouvelles de polarisation sexuelle, de sexualisation cytoplasmique et de sexualisation somatique, introduites par l'auteur, une signification précise.

Le problème de la sexualité n'apparaît plus seulement comme un problème de cytologie nucléaire, une branche de la génétique ou encore une simple question d'endocrinologie; des horizons plus vastes s'offrent à lui, une voie nouvelle lui est tracée par la conception physico-chimique. L'auteur a d'ailleurs précisé nettement les divers problèmes qui se posent et l'intérêt de beaucoup de ces questions dépasse largement le cadre de la sexualité; toute la physiologie générale se trouve intéressée à leur solution.

A ce titre, et parce qu'il est avant tout une œuvre profondément originale, l'ouvrage la Physicochimie de la sexualité n'est pas seulement l'étape classique dont nous parlions au début, il est la préface d'une voie nouvelle qui nous paraît très riche de conséquences.

Dr. d'Arsonval



## PRÉFACE DE L'AUTEUR

Le vrai savant est celui qui trouve les matériaux de la science et qui cherche en même temps à la construire en déterminant la place des faits et en indiquant la signification qu'ils doivent avoir dans l'édifice scientifique.  
Claude Bernard.

Lorsque M. le Professeur FRIEDL WEBER, avec l'amabilité si délicate dont il est coutumier, m'a demandé de rédiger l'ouvrage sur la Physico-chimie de la sexualité destiné à la collection des Monographies scientifiques internationales, j'ai apprécié assez hautement cette marque d'estime de sa part pour vaincre les hésitations légitimes que me suggérait une semblable tâche.

Il est toujours dangereux d'essayer de fixer les traits d'une science en pleine formation et on peut se demander si l'œuvre entreprise n'est pas prématurée. Toutefois, ne peut on pas se poser cette question au sujet des diverses étapes de toute science jeune? Si une semblable question constituait une objection insurmontable, aucun effort de synthèse ne pourrait être tenté en ce qui concerne les parties de la science en voie de construction, or il est incontestable que la mise au point des questions nouvelles devient de plus en plus indispensable à mesure qu'augmente le nombre des publications scientifiques. Une tâche, même quand elle présente des écueils, peut avoir son utilité, il est possible aussi qu'elle conserve sa valeur propre en fixant une des phases du progrès scientifique.

On peut concevoir la mise au point d'une question scientifique comme un simple résumé fidèle des résultats acquis et des théories émises. Le lecteur se trouve alors placé en face d'opinions souvent contradictoires dont on lui laisse le soin d'apprécier la valeur et l'auteur, par sa prudente réserve, évite les écueils signalés plus haut. Ce n'est point une semblable conception qui a guidé l'élabo-

ration de ce travail. Les faits établis et les diverses théories qui les interprètent sont exposés avec impartialité et accompagnés d'une bibliographie assez abondante pour que l'ouvrage puisse constituer un instrument de travail pour le biologiste, mais aucun des écueils pressentis n'a été évité.

J'ai toujours formulé nettement mon opinion sur les questions envisagées. Les lacunes et les imperfections de nos connaissances n'ont pas été dissimulées, mais un effort a été fait pour essayer de formuler les problèmes qui se posent et pour préciser l'intérêt des questions dont la solution paraît importante.

Il est possible, aujourd'hui, d'avoir une conception sur la sexualité envisagée à la lumière des connaissances physico-chimiques car un ensemble de recherches diverses apporte des résultats dont la concordance est tout à fait remarquable. Cette conception se dégagera au cours de l'étude des divers chapitres de l'ouvrage, elle sera condensée dans une théorie physico-chimique de la sexualité.

Ainsi, l'ouvrage sur la physico-chimie de la sexualité essaiera d'être non seulement un instrument de travail scientifique pouvant faciliter les recherches mais encore une mise au point susceptible d'intéresser en dehors des biologistes, les physiciens, les chimistes, les philosophes, tous les esprits cultivés qui se rendent compte de la place considérable qu'occupe la question de la sexualité dans la Biologie générale.

Je serai très reconnaissant aux biologistes qui, s'occupant des questions de sexualité dans l'esprit où elles sont envisagées dans ce livre, voudront bien m'envoyer les tirages à part de leurs publications. Ils pourraient faire ces envois à l'adresse: JOYET-LAVERGNE, professeur, Lycée Condorcet, 8 rue du Havre, Paris 9<sup>e</sup>.

Paris, août 1930

**Ph. Joyet-Lavergne**

# TABLE DES MATIÈRES

	Pages
Chapitre I. <i>Introduction</i> . . . . .	1
Chapitre II. <i>La naissance de la sexualité</i> . . . . .	8
1. Étude du Règne végétal . . . . .	9
2. Étude du Règne animal . . . . .	12
3. Les Champignons . . . . .	18
4. Les Protozoaires . . . . .	23
5. Conclusions . . . . .	29
Chapitre III. <i>Les différences sexuelles morphologiques</i> . . . . .	32
1. Le Règne animal . . . . .	33
2. Le Règne végétal . . . . .	36
3. La signification des différences morphologiques sexuelles . . . . .	38
Chapitre IV. <i>Les différences sexuelles physiologiques</i> . . . . .	43
1. Différences dans la croissance et le développement . . . . .	44
2. Différences dans la nutrition . . . . .	50
3. Étude des Mucorinées . . . . .	62
4. Conclusions . . . . .	65
Chapitre V. <i>Les hormones génitales</i> . . . . .	68
1. L'importance des hormones . . . . .	68
2. Les hormones et les caractères sexuels secondaires . . . . .	71
3. L'hypothèse de l'asexualité embryonnaire . . . . .	77
4. Le mode d'action des hormones . . . . .	81
5. La spécificité de l'action des hormones . . . . .	84
6. L'étude des hormones chez les Invertébrés . . . . .	88
7. Conclusions . . . . .	96
Chapitre VI. <i>Les différences sexuelles physico-chimiques</i> . . . . .	100
1. Les différences entre les gamètes et les différences entre les glandes génitales . . . . .	100
2. Les différences entre les organismes . . . . .	108
(a) Différences globales . . . . .	108
(b) Différences entre les organes ou entre les tissus . . . . .	111
(c) Différences dans le sang ou les humeurs . . . . .	114
3. Les rapports entre les caractères des glandes génitales et les qualités chimiques sexuelles . . . . .	122
4. Les différences physico-chimiques sexuelles chez les Végétaux . . . . .	137
5. Conclusions . . . . .	144



	Pages
Chapitre VII. <i>Les réactions chimiques caractéristiques du sexe</i> . . .	148
1. La réaction de MANOÏLOFF . . . . .	149
2. Étude chimique de la réaction . . . . .	154
3. La signification physiologique de la réaction de MANOÏLOFF . . .	161
4. Les diverses autres réactions caractéristiques du sexe . . .	173
5. Étude comparée des tests proposés; leur signification . . .	176
Chapitre VIII. <i>La sexualisation cytoplasmique</i> . . . . .	181
1. L'importance du choix des Sporozoaires dans l'étude de la sexualisation cytoplasmique . . . . .	181
2. La sexualisation cytoplasmique et la polarisation sexuelle . .	189
3. Le potentiel d'oxydo-réduction (rH) intracellulaire . . . .	193
(a) Recherches sur les Sporozoaires . . . . .	194
(b) Recherches sur les Prèles . . . . .	198
(c) Recherches sur les Phanérogames. . . . .	201
(d) Recherches sur divers groupes . . . . .	204
(e) Étude critique des recherches . . . . .	205
4. L'évolution des lipoides et graisses . . . . .	210
(a) Recherches sur les Sporozoaires . . . . .	211
(b) Recherches sur les Phanérogames. . . . .	215
(c) Recherches sur les Prèles . . . . .	217
(d) Étude critique des recherches sur les lipoides et les graisses .	219
5. Étude comparée des deux lois de sexualisation cytoplasmique .	222
Chapitre IX. <i>La démonstration expérimentale des lois de sexualisation cytoplasmique</i> . . . . .	227
1. La carence en vitamine B et la respiration intracellulaire . .	228
(a) Le métabolisme . . . . .	228
(b) L'énergétique des tissus . . . . .	230
(c) La respiration intracellulaire . . . . .	232
2. L'avitaminose B et l'hyperlipémie . . . . .	235
3. Le parallélisme entre les perturbations apportées par l'avitaminose B et les caractères de sexualisation cytoplasmique .	238
4. Les troubles dans la polarisation sexuelle provoqués par la carence en vitamine B et les prévisions données par les lois de sexualisation cytoplasmique . . . . .	241
5. Conclusions . . . . .	246
Chapitre X. <i>Le métabolisme et la sexualité</i> . . . . .	249
1. Le métabolisme de base chez l'homme . . . . .	249
2. Les travaux de Riddle sur le métabolisme du Pigeon . . .	255
3. Les recherches sur le métabolisme de quelques Vertébrés . .	262
4. Interprétation des résultats . . . . .	264
5. Le métabolisme des Invertébrés . . . . .	267
6. Conclusions . . . . .	274
Chapitre XI. <i>L'intersexualité</i> . . . . .	276
1. L'hermaphrodisme et la polarisation sexuelle . . . . .	276

## TABLE DES MATIÈRES

XI

	Pages
2. Les causes de l'intersexualité . . . . .	281
3. L'influence du milieu . . . . .	282
4. La castration . . . . .	283
5. La greffe . . . . .	285
6. Les tumeurs . . . . .	289
7. Le parasitisme . . . . .	290
(a) Végétaux . . . . .	290
(b) Crustacés . . . . .	294
(c) Insectes . . . . .	300
8. La température . . . . .	304
9. Conclusions . . . . .	310
Chapitre XII. <i>Le changement de sexe</i> . . . . .	313
1. L'action du milieu . . . . .	313
(a) Règne végétal . . . . .	313
(b) Règne animal . . . . .	319
2. Le rôle de l'alimentation . . . . .	324
(a) Règne animal . . . . .	324
(b) Règne végétal . . . . .	328
(c) Interprétation des résultats . . . . .	331
3. L'action des mutilations ou traumatismes . . . . .	336
4. Les facteurs pathologiques . . . . .	339
5. L'oxygène du milieu . . . . .	345
6. L'influence de la teneur en eau . . . . .	347
7. L'action de la température . . . . .	351
8. L'action de divers facteurs . . . . .	356
9. Conclusions . . . . .	358
Chapitre XIII. <i>La conception physicochimique de la sexualité</i> . .	362
Chapitre XIV. <i>Les diverses théories sur le problème de la sexualité</i>	373
1. Théorie hormonale et théories chromosomiques . . . . .	374
2. Théorie de GOLDSCHMIDT . . . . .	384
3. Théories métaboliques . . . . .	388
4. Théorie physico-chimique . . . . .	391
<i>Bibliographie</i> . . . . .	395
<i>Index alphabétique des noms latins des genres et espèces</i> . . . . .	446
<i>Index alphabétique des noms d'auteurs</i> . . . . .	450





## CHAPITRE I

### INTRODUCTION

Il existe, pour les auteurs, deux états d'esprit fort différents que nous avons intérêt à distinguer nettement; le chercheur qui veut simplement préciser les résultats acquis ne doit pas se comporter comme l'auteur qui établit la généralité des phénomènes.

Il est avantageux pour le chercheur, il est même souvent indispensable pour lui, de suivre, dans le détail, l'étude d'un groupe limité. C'est là une attitude profitable à la science, car toute recherche dont le champ est par trop vaste mène fatalement son auteur à se contenter d'une vue superficielle des choses. Nous verrons, par divers exemples, au cours de cet ouvrage, que l'étude approfondie d'un sujet limité apporte, le plus souvent, une contribution infiniment plus utile aux progrès des sciences que les vues hâtives et superficielles sur de vastes sujets.

La difficulté des recherches et la complexité même des problèmes qu'essaye de résoudre le biologiste l'obligent à acquérir une habileté technique, une compétence, un certain degré de perfection dans les recherches, toutes conditions indispensables pour mener à bien une œuvre toujours compliquée et délicate. Le chercheur est ainsi naturellement conduit, pour assurer la qualité même de son oeuvre, à limiter strictement l'objet de ses études et à affirmer sa maîtrise par une spécialisation parfois fort accentuée, soit dans le choix du groupe étudié, soit dans les méthodes utilisées. Mais lorsque la phase des recherches est achevée, l'état d'esprit de l'auteur qui veut faire ressortir la valeur des résultats acquis doit être différent. Le chercheur doit alors oublier qu'il est un spécialiste, il doit évoquer les facultés intellectuelles de l'homme cultivé, du philosophe. En réalité, c'est alors l'âme du véritable savant qui s'éveille en lui, c'est elle qui lui permet de trouver la place véritable que doivent occuper les faits nouveaux qu'il apporte, dans l'édifice général de la science.

A vrai dire beaucoup de ceux qui font profession de recherches scientifiques se limitent volontiers à la première conception. Il leur apparaît que la tâche du savant est achevée quand il a apporté des faits nouveaux établis par des observations minutieuses. Il arrive parfois, effectivement, que l'oeuvre édifiée ainsi se suffise à elle-même; c'est le cas, par exemple, pour les travaux qui visent à une application pratique immédiate, ce qui est fréquent en pathologie. Mais il existe un grand nombre de contributions scientifiques qui ne peuvent avoir de valeur véritable que si elles constituent une aide efficace pour l'ensemble des autres recherches, or nous devons constater que, pour un assez grand nombre d'auteurs, la question de savoir quelle est la valeur relative de la contribution apportée par eux n'est l'objet d'aucune préoccupation.

Ces auteurs bénéficient parfois un peu trop largement de la disproportion qui existe entre la complexité des problèmes biologiques et la faiblesse de l'entendement humain. Il est banal de constater que nous ne pouvons pas savoir si telle observation, aujourd'hui à peu près dénuée d'intérêt, ne prendra pas, un jour, une grande importance. Cette impuissance de prévision ne constitue peut être pas une raison suffisante pour justifier l'encombrement de la littérature scientifique par une série de productions dont la médiocrité est d'autant plus redoutable qu'elle s'ignore.

Les recherches qui n'ont pas un but pratique bien défini et immédiat ou qui ne se rattachent, d'une façon claire, à aucune conception générale des problèmes scientifiques apportent parfois des matériaux qui sont inutilisables au moment où ils sont apportés, mais leurs auteurs conservent l'espoir que ces matériaux pourront peut être, un jour, avoir leur utilité. Notre impression est que cet espoir sera probablement déçu. Le jour où la question traitée par eux viendrait, par suite des progrès des autres parties de la science, à prendre un intérêt qu'on ne lui soupçonnait pas, elle serait fatalement l'objet de nouvelles recherches. Le nombre des productions scientifiques devenant de plus en plus considérable, il ne reste bientôt plus dans la mémoire des hommes, et même dans la bibliographie, que les résultats qui ont su prendre leur place dans la construction générale d'une des parties de la science.

Toutes les sciences biologiques dont l'objet n'est pas strictement limité à une étude purement descriptive subissent, quant à leur orientation générale et à leurs méthodes, la même évolution.

Dès que le progrès des connaissances le lui permet, le biologiste cherche à ramener l'étude des phénomènes de la vie à des problèmes de physique ou de chimie. Lorsque des phénomènes aussi complexes que ceux qui se présentent dans l'étude des êtres vivants peuvent être transformés en problèmes du domaine de la physique ou de la chimie la tâche du biologiste est bien près d'être achevée.

Dans cette orientation générale des recherches qui consiste à essayer d'exprimer les fait expérimentaux en un langage plus précis et à ramener les problèmes très complexes à des questions relativement plus simples, toutes les branches de la Biologie n'ont pas évolué à la même allure. L'étude de la sexualité n'a pas échappé à cette évolution générale des sciences biologiques, mais elle est une des branches où la tendance indiquée ne se manifeste encore que faiblement.

Le nombre considérable des problèmes variés qui se posent au sujet de la sexualité, la complexité de ces problèmes, constituent les raisons principales de la lenteur avec laquelle les conceptions physico-chimiques ont, jusqu'à ce jour, pénétré dans le domaine de ces recherches. Il y a peut-être aussi une autre cause à cette lenteur relative dans l'évolution naturelle des méthodes. Dans l'étude de la sexualité, les travaux morphologiques et cytologiques ont été poussés à un grand degré de précision et ces deux disciplines, en particulier la cytologie, ont apporté des résultats d'une importance capitale non seulement pour la sexualité mais aussi pour la compréhension de tous les problèmes de la vie. On conçoit que les chercheurs abandonnent avec regret des méthodes fécondes, qui, riches d'un passé glorieux, ont encore un avenir plein de promesses.

La physico-chimie de la sexualité est une science encore jeune, elle cherche ses méthodes et tâtonne parfois quant aux problèmes qu'il convient de poser. Il est intéressant de voir, parmi les essais divers tentés dans cette voie nouvelle, quels sont les résultats qui se dégagent, quelles sont les méthodes qui paraissent devoir être fructueuses et enfin quelles sont les questions nouvelles qui se posent. Quand une science est encore à un stade jeune, la mise en évidence des problèmes qui se posent a une très grande importance et la rapidité des premières étapes du progrès est sous la dépendance directe de l'orientation imprimée par la nature et la précision des questions que soulèvent les premiers résultats acquis.

Il est important de remarquer que nous considérons la physico-chimie de la sexualité comme une science indépendante puisque nous songeons à essayer de définir ses méthodes et que nous voulons préciser les problèmes qu'elle pourra avoir à résoudre. Une semblable position de l'esprit en face de cette branche de la Biologie nous paraît présenter de sérieux avantages. Il ne s'agit pas d'isoler l'étude de la sexualité de l'ensemble des recherches de Biochimie mais bien au contraire, en fixant nettement la place que les recherches sur la sexualité doivent occuper dans le cadre général des sciences biologiques, envisagées au point de vue physico-chimique, de montrer plus nettement le but à atteindre. Si nous voulons fixer avec plus de précision les méthodes à utiliser, c'est pour faciliter l'évolution et les progrès de la branche à étudier, progrès dont l'ensemble de la Biochimie pourra bénéficier ultérieurement.

Les conceptions les plus générales sur la sexualité se rattachent à l'étude cytologique ou encore à l'étude des hormones sexuelles, or, dans l'un et l'autre cas, on se trouve souvent amené à considérer l'étude de la sexualité comme le chapitre d'une autre science. Ainsi l'étude cytologique nous ramène fréquemment à un problème de génétique et l'étude des hormones sexuelles peut souvent être considérée avec avantage comme une branche de l'étude des sécrétions internes. Il y a intérêt à dégager l'étude de la sexualité pour la placer sur son plan propre. Nous la considérons comme une branche des sciences biologiques dont nous voulons assurer l'indépendance afin d'en accroître la vitalité.

Si l'étude des phénomènes sexuels occupe une place si prépondérante dans la Biologie c'est parceque les manifestations sexuelles constituent un des caractères fondamentaux de la vie. Une des plus grandes découvertes faites en Biologie a été apportée par l'étude des caractères cytologiques des éléments sexuels. La mise en évidence de manifestations de morphologie cellulaire uniformes dans la genèse des gamètes de types aussi éloignés que le sont les Végétaux et les Animaux est la preuve que la Cytologie nous apporte le moyen de connaître une des manifestations de la vie dont la généralité même marque nettement toute l'importance.

Certains auteurs pensent qu'il convient, dans une étude des phénomènes généraux de la sexualité, de séparer le règne animal du règne végétal parceque les phénomènes sexuels peuvent se présenter avec des modalités différentes suivant qu'on les

examine dans l'un ou l'autre règne. C'est là l'opinion exprimée par DONCASTER (1914), dans son remarquable ouvrage sur le déterminisme du sexe. Nous ne partageons pas l'opinion de cet auteur. Il est possible que, pour l'étude de certaines parties du problème sexuel, il soit indispensable d'adopter une semblable attitude, mais nous considérons que cette attitude doit être seulement un pis aller.

En réalité, comme nous le constatons plus haut, le progrès le plus notable, celui qui, à notre avis, domine nettement tous les autres dans l'étude des phénomènes sexuels consiste précisément dans la mise en évidence de caractères très généraux qui, s'appliquant aux Végétaux aussi bien qu'aux Animaux, nous ont permis de retrouver, dans le plan cytologique, l'analogie profonde de phénomènes que l'examen morphologique de types si divers ne permettait même pas de soupçonner. Il n'y a pas de doute à ce sujet, nous n'avons commencé à comprendre la signification véritable de la sexualité que le jour où la Cytologie nous a fait entrevoir les phénomènes très généraux qui la dominent. Nous ne pouvons pas faire abstraction de ces résultats, ils nous dictent, par leur importance même, la voie à suivre. Si certaines modalités des phénomènes sexuels sont différentes dans l'un et l'autre règne, ces modalités peuvent, certes, être fort utiles à préciser, et leur connaissance sera évidemment d'un grand intérêt mais, logiquement, elles ne paraissent pas pouvoir constituer des caractères de premier ordre dans une étude qui vise à établir les lois générales de la sexualité.

Si nous voulons comprendre la signification véritable de la sexualité nous devons chercher à mettre en évidence les faits les plus généraux qui se dégagent de son étude. Or, il s'agit ici d'un phénomène qui se retrouve dans ses grandes lignes avec des caractères analogues chez les Végétaux et chez les Animaux, il est donc très important pour nous de ne point séparer les deux groupes. Il n'existe pas une sexualité animale et une sexualité végétale. Si nous sommes parfois obligés de décrire séparément les faits relatifs à chacun des deux règnes, nous ne devons pas être doublement victimes de cette nécessité. Elle est une conséquence de l'insuffisance de nos connaissances mais elle n'est pas une nécessité inéluctable tenant à la nature même des phénomènes. C'est parce que nous n'avons pu encore pénétrer assez profondément dans le mécanisme des phénomènes et parce que nous



n'avons encore qu'une vue superficielle des choses que les analogies profondes nous échappent parfois, mais nous devons avoir comme directive le désir de dévoiler ces analogies profondes.

Il existe pour la sexualité une série de caractères qui diffèrent entre eux par leur degré de généralité, nous devons essayer de dégager précisément ce degré de généralité, ce sera, pour nous, un moyen d'apprécier l'importance relative de ces divers caractères et c'est la voie par laquelle nous pourrions parvenir à comprendre la véritable signification des phénomènes.

Le caractère cytologique de l'évolution nucléaire s'est présenté comme un caractère très général de la sexualité et c'est la raison pour laquelle les auteurs lui ont attribué, fort justement, une très grande importance. Loin de nous la pensée de diminuer cette importance qui nous paraît tout à fait légitime. Nous remarquerons cependant que la cellule forme un tout et qu'il est bien difficile d'imaginer un cytoplasme restant un élément parfaitement indifférent à l'existence de caractères sexuels dont l'apanage se trouverait exclusivement réservé au noyau. Nous nous demandons si les auteurs qui veulent résoudre tous les problèmes de la sexualité avec la seule étude du noyau ne sont pas un peu les victimes de leurs propres connaissances. Il est tout à fait important d'avoir déterminé les caractères chromosomiques de la sexualité, il est aujourd'hui injustifié de supposer que ce sont là les seuls caractères cytologiques sexuels puisque des caractères cytoplasmiques de la sexualité ont été décrits.

Quelques auteurs pensent que nous devons attribuer une importance prépondérante aux caractères nucléaires parce qu'ils se voient très nettement. Cette raison ne nous paraît pas entraîner une semblable conclusion. Nous serions même tentés de mettre les auteurs en garde contre l'exagération de l'importance attribuée à de semblables caractères, parceque nous ne sommes pas du tout convaincus que les phénomènes de la nature se trouvent précisément disposés de façon à faciliter notre compréhension des choses. Ce n'est pas une raison, parceque les colorants que nous avons utilisés ont pu se fixer fortement sur la chromatine et nous permettre d'en suivre le détail avec une précision étonnante, pour que nous devions conclure, fatalement, à l'importance tout à fait prépondérante des qualités que nous apportent nos sensations visuelles. Nous sommes assez sceptiques pour supposer

que ce que nous ne voyons pas encore est peut-être aussi important que ce que nous voyons déjà.

Puisque nous nous proposons, dans cet ouvrage, d'étudier les diverses qualités physiques et chimiques de l'organisme qui se trouvent corrélatives des manifestations de la sexualité, les modalités diverses de ces manifestations dicteront notre plan d'études. L'apparition de la sexualité, ses qualités suivant le sexe considéré, le passage d'un sexe à l'autre, telles sont les grandes manifestations biologiques du phénomène. Nous verrons si les résultats acquis, jusqu'à ce jour, par les recherches physico-chimiques sur les divers aspects du problème ne permettent pas de dégager une conception générale des phénomènes de la sexualité.

---

## CHAPITRE II

# LA NAISSANCE DE LA SEXUALITÉ

1. Etude du Règne végétal. 2. Etude du Règne animal.
3. Les Champignons. 4. Les Protozoaires. 5. Conclusions.

En abordant la question de la naissance de la sexualité on se trouve amené à envisager le problème, au point de vue général, sous divers aspects. L'apparition des manifestations sexuelles exprime-t-elle simplement une étape de l'évolution de l'individu, régie, ou tout au moins dominée, par ses caractères internes ? La naissance ou la disparition de la sexualité sont elles, au contraire, sous la dépendance directe du milieu ? Dans cette deuxième hypothèse, est il possible par des modifications convenables du milieu de faire apparaître ou disparaître, à volonté, les manifestations de la sexualité ? Peut-être enfin les deux alternatives proposées nous font elles envisager des modalités par trop exclusives et convient il, aussi, d'examiner le cas où les facteurs internes et les facteurs externes joueraient chacun leur rôle, rôle qu'il conviendrait alors de préciser ?

Les connaissances que nous possédons sur les qualités physiques ou chimiques des facteurs internes sont encore trop insuffisantes pour que nous puissions aborder avec fruit cet aspect du problème et dans une étude sur la physicochimie de la sexualité nous chercherons, avant tout, à établir quelles sont les corrélations qui peuvent exister entre les facteurs physico-chimiques du milieu et les manifestations d'une apparition ou d'une disparition de la sexualité. Nous étudierons le problème dans les divers groupes du règne végétal et du règne animal. Nous nous arrêterons plus longuement aux Champignons et aux Protozoaires parceque ces groupes ont été l'objet de nombreuses recherches. Ils constituent en effet, un matériel particulièrement favorable à l'étude de la question que nous nous sommes proposés de traiter.

### 1. Etude du Règne végétal

Chez les Phanérogames, TOURNOIS (1914) montre que l'époque d'apparition des fleurs dépend étroitement des facteurs externes, car les modifications de l'éclairement peuvent entraîner des variations considérables dans la durée de la période végétative. En diminuant la durée de l'éclairement quotidien, l'auteur peut provoquer l'apparition de floraisons progénétiques. Si on soumet de jeunes plantes de Houblon-japonais ou de Chanvre, à partir de la germination, à un éclairement quotidien de courte durée, les Végétaux ainsi traités donnent des fleurs précoces. D'après TOURNOIS «l'apparition de ces fleurs précoces semble correspondre à un ralentissement considérable de l'assimilation chlorophyllienne auquel s'ajoute une exagération de l'activité respiratoire» (p. 182).

Si, parmi les conditions qui interviennent dans la durée du cycle de la Betterave, il y a lieu de tenir compte de la race, l'influence des conditions de milieu est cependant incontestable. La nature et la fertilité du sol, la façon dont les semis ont été effectués interviennent pour modifier l'époque d'apparition des fleurs et on admet généralement qu'un arrêt de la végétation peut déterminer la montée en graine plus précoce. MUNERATI (1924a) montre qu'il est possible de provoquer l'évolution plus rapide du cycle de la Betterave par la culture en serre, en soumettant les plantes à un intense éclairage nocturne. Soixante jours après l'ensemencement, 25 à 30 % des individus ainsi traités sont déjà en pleine floraison.

MUNERATI (1924b) ayant fait des expériences analogues sur le Chanvre constate des résultats très différents. Le Chanvre traité par la même méthode que la Betterave présente, au contraire, une durée de vie végétative allongée. Aucune différenciation sexuelle n'apparaît encore après six mois chez les plantes qui ont été traitées par la lumière continue alors que cette différenciation se manifeste dès le troisième mois dans les cultures de contrôle établies en plein champ. Si, d'une façon générale, pour la plupart des plantes, l'éclairage continue hâte l'évolution et provoque l'arrivée plus rapide des manifestations de la sexualité, le Chanvre présente à ce point de vue une anomalie remarquable puisque, chez lui, les conditions d'un éclairage continu retardent, au contraire, l'apparition des manifestations sexuelles.

DANIEL (1928) note que la reproduction sexuée et la multiplication végétative sont en étroite corrélation chez divers Végé-

taux; à l'augmentation d'importance de l'une correspond la diminution d'importance de l'autre. L'auteur, par des expériences de greffes de Pomme de terre sur Tomate ou de Topinambour sur Soleil annuel, fait apparaître ces corrélations. Il réalise, par la greffe du Topinambour sur le Soleil, deux types extrêmes. Le premier type, plus vigoureux, a une floraison superbe mais n'a point de tubercules aériens. Le deuxième type possède, au sommet de son axe principal, un capitule avorté et tous les autres capitules sont transformés en tubercules aériens. Le nombre de ces tubercules dépasse 250.

Entre ces deux types extrêmes, l'un à reproduction sexuelle exclusive, l'autre à multiplication végétative très prédominante, il existe tous les intermédiaires dans lesquels les deux modes de reproduction se trouvent réunis à des degrés divers. Il existe donc une corrélation entre la reproduction sexuelle et la multiplication par tubercules et on peut, par l'action de la greffe, arriver à faire prédominer l'un ou l'autre mode. Il est même possible, dans quelques cas, de ne laisser subsister qu'un seul des deux modes de reproduction.

MAXIMOW (1929) a fait des recherches sur les conditions expérimentales qui peuvent modifier la durée de la période de croissance végétative chez les Végétaux et l'apparition de la sexualité. La phase végétative peut-être modifiée par l'action de la température et aussi par la durée de la luminosité; en particulier, par le rapport entre la durée du jour et de la nuit. Toutefois, les résultats sont variables; pour certaines plantes (Millet) la floraison est retardée quand la durée de la luminosité diminue, pour d'autres plantes (Orge) cette floraison se trouve au contraire activée. L'action de la température et de la luminosité se traduisent par des modifications internes dans le Végétal. Ces modifications semblent bien porter sur le rapport qui s'établit entre les réserves glucides et les albuminoïdes. Si on prive la plante de matières azotées on diminue la durée de sa période végétative.

Dans l'espèce *Marchantia polymorpha*, WANN (1925) montre qu'en allongeant la durée de l'éclairement on obtient un développement plus rapide des anthéridies et des archégonies. L'action de l'humidité peut empêcher la production des appareils sexuels, plus particulièrement celle des archégonies. Lorsque le milieu de culture devient plus pauvre en azote ou plus riche en hydrates de carbone, les appareils reproducteurs peuvent encore se former.



LILIENSTERN (1927) a fait des recherches sur la même espèce de *Marchantia* qu'il a cultivée en milieux stérilisés gélosés. D'après les résultats de ses expériences la lumière intense est une des conditions essentielles de la reproduction sexuelle. Cette reproduction ne s'effectue, d'ailleurs, que si le milieu renferme une teneur en sels assez faible 0.2 pour 1000. Au dessus de la proportion en sels de 0,85 pour 1000, seule la reproduction par voie végétative reste possible.

Divers résultats intéressants ont été obtenus sur les conditions de l'apparition de la sexualité chez les Algues. HARTMANN (1917, 1921) démontre qu'il est possible d'obtenir la suppression totale de la sexualité chez l'algue *Eudorina elegans* en cultivant cette plante dans des milieux convenables. Des types issus d'une souche qui, à l'état libre, présentait, fréquemment, des manifestations de sexualité ne montrent jamais de gamètes dans les cultures. La culture de HARTMANN a été poursuivie pendant cinq ans et 1300 générations se sont succédées au cours de cette période sans laisser apparaître de manifestation de la sexualité.

SCHREIBER (1925) a fait une étude sur la physiologie et la sexualité des Volvocales supérieures. Il indique plusieurs méthodes pour obtenir la formation des gamètes. Toutes ces méthodes sont basées sur les modifications apportées au milieu nutritif.

ZIMMERMANN (1927) dans ses recherches sur l'écologie et la sociologie des plantes vivant dans les eaux profondes a constaté que les différenciations sexuelles n'apparaissent pas dans les eaux profondes. Le fait a été vérifié pour l'algue *Spirogyra adnata* mais il existe aussi chez une Bryophyte *Fissidens grandifrons*. Cette disparition de la sexualité semble bien être en relation avec la diminution de l'intensité lumineuse qui se manifeste dans les eaux profondes.

L'ensemble des résultats obtenus sur des types assez divers du règne végétal nous montre que la possibilité de provoquer l'apparition plus hâtive de la sexualité ou au contraire d'en empêcher les manifestations, par des modifications expérimentales convenables des conditions de milieu, présente bien un caractère général. Cependant aucune précision ne se dégage quant aux conditions physico-chimiques qui provoquent ces modifications dans la naissance de la sexualité. Les auteurs ont insisté sur l'importance de la luminosité reçue par les cultures ou sur la composition du milieu nutritif. Il est probable que toutes ces condi-

tions se ramènent en définitive à des conditions de nutrition mais aucune précision à ce sujet ne peut encore être donnée, précision qui puisse présenter un caractère général.

## 2. Etude du Règne animal

Il existe, dans divers groupes d'animaux, chez les Rotifères, les Cladocères, les Pucerons, une succession de deux modes de reproduction; la reproduction sexuée faisant suite à une phase de multiplication par parthénogénèse. CAULLERY (1913) estime que ces divers cas sont justiciables de la même interprétation; chez tous, la parthénogénèse est un processus de multiplication secondaire qui assure une prolifération rapide de l'espèce dans des circonstances favorables de température, de nutrition, ou plus généralement de milieu; tandis que la gamogénèse subsiste, au contraire, pendant les périodes où les conditions de milieu sont mauvaises.

Dans ces divers groupes, d'ailleurs, le problème de la naissance de la sexualité se pose avec un caractère bien particulier qui ne correspond plus exactement à la question que nous nous sommes proposés. Il s'agit, en réalité, chez les Rotifères, Cladocères et Pucerons, des conditions d'apparition du sexe mâle; la reproduction par parthénogénèse étant, elle même, un mode de sexualité.

Nous nous arrêterons cependant à l'étude rapide des groupes cités pour apprécier l'influence des facteurs externes dans les manifestations de la sexualité. Sous l'influence des idées de WEISSMANN, divers auteurs ont été tentés d'attribuer la succession des cycles à des causes purement internes, mais il existe une série de recherches dont les résultats démontrent que les conditions de milieu possèdent une importance primordiale dans l'apparition des modalités sexuelles.

SMITH et GROSVENOR (1913) (d'après SMITH, 1915) ont montré qu'il était possible d'arrêter entièrement la production des formes sexuées en isolant les Cladocères parthénogénétiques, immédiatement après leur naissance, et en les maintenant à une température élevée, entre 25 et 30 d. Ils ont ainsi obtenu 8 générations parthénogénétiques.

BANTA et BROWN (1914) ont pu obtenir chez les Daphnies une série de 100 générations parthénogénétiques sans aucune forme sexuée, en réalisant des conditions de milieu convenables.

AGAR (1914), étudiant le cycle de diverses espèces de Cladocères, conclut de ses recherches qu'il n'existe aucun rythme interne fixant l'évolution de ce cycle. La production des formes sexuées et non sexuées est entièrement sous la dépendance des conditions de milieu.

SMITH (1915) donne du cycle des Cladocères l'explication suivante. L'accumulation du glycogène entraîne une croissance rapide qui a pour conséquence la parthénogénèse, forme de croissance discontinue, tandis que, au contraire, l'accumulation de graisse, entraînant une inhibition de la croissance, a comme conséquence l'apparition de la multiplication sexuée. La reproduction sexuelle étant, en définitive, une réaction aux conditions qui entraîneraient la continuation de la croissance désavantageuse ou impossible.

BANTA (1925) a montré, par l'étude de l'espèce *Moina macrocopa*, qu'il était possible d'élever un grand nombre de générations successives (plus de 500) sans aucune perte de vigueur et sans aucune apparition de phénomènes sexués ou d'anomalies. La parthénogénèse longtemps prolongée n'entraîne aucune prédisposition à l'apparition de mâles contrairement à la théorie de WEISSMANN.

TREILLARD (1924, 1925), après avoir montré l'importance que pourrait présenter la réalisation d'une culture dans un milieu constant et bien défini, pour étudier avec précision l'influence des conditions externes sur l'apparition de la sexualité, fait l'élevage de *Daphnia magna* en culture pure. Il obtient 30 générations successives sans apparition de formes sexuées. L'action de divers facteurs : abaissement de température, appauvrissement du milieu, confinement, action des produits de déchets, n'a pas entraîné l'apparition de la sexualité. Les cultures témoins, non aseptiques, donnent au contraire des types sexués. Les facteurs bactériens paraissent donc, d'après ces expériences, jouer un rôle dans l'apparition de la sexualité.

Si, d'après ces divers recherches, le rôle du facteur milieu dans l'apparition de la sexualité est très net, nous n'avons aucune précision sur les qualités de ce facteur qui se trouvent en corrélation certaine avec la sexualité.

INSECTES. — *Chermes orientalis* est un Puceron qui vit alternativement sur un Pin où il présente sa génération parthénogénétique et sur le *Picea orientalis* où il possède sa génération

sexuée. L'espèce *Chermes pini*, qui vit sur le Pin sylvestre dans des régions dépourvues de *Picea orientalis*, est indéfiniment parthénogénétique. D'après les travaux de MARCHAL (1913), les deux espèces de *Chermes* ne sont que deux races, physiologiquement distinctes, d'une même espèce. La perte de la sexualité, causée par l'absence du milieu nécessaire à son apparition, est la seule différence qui sépare *Chermes pini* de *Chermes orientalis*. Pour MARCHAL, si l'apparition de la sexualité est en grande partie réglée par des conditions internes, les conditions de milieu semblent nécessaires à sa production et ces conditions ont sans doute été, à l'origine, des causes déterminantes.

SEMICHON (1911) étudiant le cycle du développement d'un Puceron du Tilleul montre que l'apparition de la génération sexuée est corrélative de la disparition de la chlorophylle chez la plante nourricière. L'apparition des sexués coïncide en effet toujours avec la disparition du pigment vert, quelle que soit l'époque à laquelle cette disparition se manifeste. Les élevages en tubes donnent des résultats concordants. Des individus pris sur des feuilles vertes et nourris avec des feuilles contenant de la chlorophylle n'ont donné aucune femelle ovigère, ni aucun mâle. Pour obtenir des individus sexués, il faut prendre des individus parthénogénétiques sur des feuilles qui jaunissent et les nourrir avec des portions de limbes à peu près dépourvues de chlorophylle.

Chez certains Insectes la reproduction parthénogénétique s'effectue dès le stade larvaire. Ce phénomène, connu sous le nom de pédogénèse existe dans le groupe des Cécidomies.

HARRIS (1925) fait l'élevage de générations successives de larves pédogénétiques d'Oligarces dans un milieu artificiel bien défini, par conséquent avec des conditions extérieures toujours semblables. Il peut maintenir la reproduction par parthénogénèse pédogénétique pendant 14 générations en repiquant les larves sur des milieux neufs. La sexualité n'est donc pas nécessaire au cycle de l'espèce; toutefois, elle peut-être provoquée par le confinement. Dès que les larves sont placées en milieu confiné (plus de 100 par boîte de Pétri), on voit apparaître, à la génération suivante, des types qui évoluent en pupes et imagos. Dans certaines expériences de confinement, le nombre des types sexués obtenus a été de 96,7 %. Les expériences de HARRIS permettent d'ailleurs d'interpréter aisément le cycle qui s'accomplit dans la nature. Les conclusions de l'auteur sur les conditions d'apparition



de la sexualité chez les Insectes se trouvent être les mêmes que celles que BANTA et BROWN ont trouvées pour les Cladocères. Dans l'un et l'autre cas, c'est le confinement qui est responsable de l'apparition de la sexualité.

GABRITSCHESKY (1928) a étudié le déterminisme des caractères larvaires de *Miastor metroloas*, cecidomie qui vit sur l'écorce du Bouleau. Les milieux artificiels décrits par HARRIS ont été appliqués à l'élevage des *Miastor*, il n'ont donné aucun résultat. Les conditions qui favorisent la reproduction pédogénétique permanente sont réalisées par une nourriture abondante, une humidité constante et une température assez basse (de 5 à 16 d). Quand on soumet des larves blanches pédogénétiques déjà différenciées à une température brusquement portée à 30 d, la nourriture étant abondante, on constate l'apparition, chez certaines larves, d'un œuf géant qui donne une larve d'imago.

D'une façon générale les diverses expériences de l'auteur montrent que les facteurs internes n'ont rien à voir dans le cycle de *Miastor metroloas*. On peut obtenir expérimentalement les deux formes pédogénétiques et la forme sexuée en faisant varier les qualités du milieu.

Les recherches faites sur les Cladocères et sur les Insectes montrent que les cycles de ces organismes ne sont pas rigoureusement définis par des caractères héréditaires. L'apparition de la sexualité est liée aux variations des conditions extérieures; toutefois le mécanisme suivant lequel les facteurs externes agissent sur les manifestations de la sexualité n'est pas encore précisé.

VERS. — Chez les Vers oligochètes aquatiques scissipares, l'apparition des formes sexuées est déterminée par l'action des facteurs externes. STOLTE (1921) montre que ce ne sont pas les conditions de vie défavorables qui provoquent l'apparition de la sexualité. Les facteurs externes qui jouent le rôle prépondérant sont la température, l'abondance de nourriture et l'acidité du milieu. Cette dernière condition joue véritablement le rôle décisif; il existe une acidité optima correspondant à l'apparition de la sexualité. La température joue un rôle indirect en accélérant les échanges nutritifs. Les constatations faites dans l'étude des diverses faunes se trouvent en accord avec ces résultats car le plupart des espèces de Naïs donnent des formes sexuées au printemps et à l'automne, or, à ces époques, l'acidité des eaux se trouve être précisément plus élevée. Si l'espèce *Stylaria lacustris* paraît



échapper à cette règle, c'est parcequ'elle vit dans les eaux de surface, parm. les *Lemna*, là où l'acidité est particulièrement élevée; toutefois, si on recueille des individus dans les eaux profondes à acidité plus faible, on constate qu'ils sont asexués.

LIPPS (1920) montre qu'il est possible de faire développer les organes génitaux chez un *Stylaria lacustris* qui se reproduit par scissiparité en faisant intervenir l'action d'une température élevée.

DEHORNE (1927), étudiant le cycle reproducteur annuel de *Dodecaceria concharum*, constate que dans les stations à rochers kimmeridiens, zone de calcaire bleuâtre marneux, l'annélide se reproduit asexuellement, par schizométabolie; tandis qu'au contraire, lorsque l'animal vit dans un facies lithothamnien, il se reproduit par voie sexuée. Les conditions d'alimentation qui sont différentes suivant le facies géologique du terrain constituent vraisemblablement ici la cause qui détermine le mode de reproduction.

PLANAIRES. — VANDEL (1920) étudie les conditions de la reproduction chez les Planaires et la signification de la fécondation dans ce groupe. L'inanition peut faire disparaître les gonades et amener la reproduction asexuée à la place de la reproduction sexuée. L'auteur a observé, dans un grand nombre de cas, le passage de la reproduction asexuée à la reproduction sexuée. Contrairement à ce que l'on pourrait supposer, il n'y a pas un arrêt de la reproduction asexuée qui serait suivi du développement des organes génitaux, mais les deux-processus de reproduction chevauchent l'un sur l'autre. Il y a développement des gonades pendant que l'animal continue à se couper et la division de l'organisme peut se poursuivre tant que les organes copulateurs ne sont pas complètement développés.

Un animal sexué a été obtenu à partir d'un fragment ne contenant pas d'éléments génitaux. Il semble bien que, dans ce cas, il y ait eu régénération des cellules génitales à partir des tissus somatiques. Inversement, les animaux sexués peuvent devenir asexués et cela non seulement par l'action du jeûne mais aussi, parfois, dans des conditions bien différentes: c'est ainsi que des *Polycelis cornuta* bien nourries mais soumises à une température de 21<sup>d</sup> subissent une dégénérescence rapide des organes génitaux. Ces animaux, quoique affaiblis physiologiquement, se reproduisent alors par voie asexuée.

L'espèce *Planaria subtentaculata* qui est répandue dans le midi de la France se multiplie exclusivement par voie asexuée, cependant VANDEL (1925) a trouvé trois exemplaires pourvus d'appareils copulateurs complètement développés. D'après cet auteur, il n'y a aucune différence essentielle entre cette espèce de Planaire et l'espèce *Planaria gonocephala* qui vit dans les régions polariques et qui se reproduit constamment par la voie sexuée. Ces deux espèces représentent, en réalité, deux races et les différences dans leurs modes de reproduction sont la conséquence des relations qui existent entre le climat et les manifestations de la sexualité.

CASTLE (1927) a étudié les conditions de l'apparition de la phase sexuée dans le cycle de la vie de *Planaria velata*. Dans la nature, on trouve les formes sexuées particulièrement abondantes en décembre; en été, au contraire, il n'y a que la reproduction asexuée. Si on prend des individus sexués et qu'on les place à 18 degrés ou à 20 degrés, les organes sexuels régressent complètement en 15 jours. La régression s'effectue également à une température de 8 à 10<sup>d</sup>, mais elle est plus lente et dure environ 6 semaines. Ces résultats se trouvent en accord avec les constatations de VANDEL au sujet de l'influence du climat. Toutefois les élevages ne donnent pas toujours les résultats que l'on pourrait attendre étant donné les faits décrits. Ainsi quand on maintient des Planaires à des températures de 4 à 12 degrés, on ne provoque pas l'apparition de la sexualité. Cependant, l'abaissement brusque de la température du milieu a parfois provoqué l'apparition d'un début de différenciation sexuelle.

COELENTERÉS. — STOLTE (1928) a étudié expérimentalement l'action de divers facteurs: température, alimentation, concentration en ions hydrogène, teneur en oxygène, sur le bourgeonnement et la sexualité de l'espèce *Hydra attenuata*. Il a constaté que la température n'avait aucune action directe sur l'apparition des phénomènes de sexualité. Il en serait de même pour la valeur du pH. La richesse en oxygène du milieu en activant le métabolisme général favorise la reproduction par bourgeonnement. La formation des glandes sexuelles semble être sous la dépendance directe d'une riche alimentation.

PROTOZOAIRES. — L'influence du milieu sur l'apparition de la sexualité chez les Protozoaires a pu être mise en évidence dans quelques cas. CAULLERY et MESNIL (1898) constatent qu'une

Grégarine *Gonospora* présente sa phase d'accouplement au moment où se développent les produits génitaux de son hôte. CEPÈDE (1910) note que la conjugaison de l'Infusoire astome *Orchitophrya stellarum* coïncide avec la spermatogénèse de l'hôte. Dans l'un et l'autre cas la maturité des éléments sexuels de l'hôte entraîne dans le chimisme du milieu parasitaire une transformation qui semble provoquer l'apparition de la sexualité dans le Protozoaire parasite.

Ainsi, dans les groupes les plus divers: Crustacés, Insectes, Planaires, Vers, Protozoaires, nous avons constaté l'existence d'une corrélation très nette entre les conditions de milieu et l'apparition de la sexualité et dans un certain nombre de cas il apparaît nettement que ce sont bien ces conditions de milieu qui constituent les facteurs responsables de l'apparition de la sexualité.

Nous arrivons ainsi à des conclusions semblables à celles que nous avons dégagées de l'étude du règne végétal. Jusqu'à ce jour, l'étude de la naissance de la sexualité chez les organismes supérieurs a simplement apporté la preuve de l'influence du facteur milieu. C'est là une conclusion fort importante, mais nous devons reconnaître qu'aucune précision ayant un caractère général ne se dégage encore sur les modalités et sur la signification de l'action des facteurs externes. La conclusion que VANDEL (1921) tirait de l'étude des Planaires nous semble pouvoir s'appliquer ici: «D'ailleurs, je pense maintenant que ce ne sont point les organismes supérieurs Métazoaires ou Phanérogames qui nous livreront la solution du problème; il y a chez eux trop de processus accessoires secondaires . . . . » (p. 348).

Nous allons chercher à voir si les organismes inférieurs, Champignons et Protozoaires, qui, mieux que les êtres que nous venons d'étudier, se prêtent à une étude expérimentale précise ne nous permettront pas de pénétrer plus avant dans la connaissance des conditions physico-chimiques corrélatives de l'apparition de la sexualité.

### 3. Les Champignons

BEZSSONOFF (1920) montre que la culture des Champignons en milieux riches en sucre permet d'obtenir la sexualité, même chez les espèces pour lesquelles cette sexualité restait ignorée; c'est ce qui arrive pour *Aspergillus Oryzoe* cultivé dans un milieu liquide contenant 48 % de sucre et pour *Aspergillus Wentii* cultivé sur gélatine avec 65 % de sucre. Le plasma des cham-

pignons ainsi cultivés se distingue par la très grande pulvérisation de tous les granules susceptibles d'être différenciés au moyen des colorants nucléaires. L'auteur considère cette pulvérisation des granules comme la conséquence d'une oxydation ralentie.

MOLLIARD (1921), étudiant le rôle du potassium dans le chimisme et les fonctions reproductrices des Champignons, constate que, dans le genre *Eurotium*, les périthèces ont besoin d'une quantité suffisante de potassium pour leur formation. Il rapproche ce résultat des faits décrits par NOBBE au sujet du Sarrazin; ce végétal ne constitue pas de fleurs quand on ne lui fournit pas de potassium.

Dans ses recherches sur *Phytophthora infestans*, SYMANEK (1927) montre que ce Champignon, parasite de la Pomme de terre, produit des oogones et des œufs quand il végète dans un milieu riche en substances inorganiques. Lorsque la concentration du milieu en ces substances n'est pas trop accentuée, il se forme des œufs sexués; si la concentration est plus forte, ou encore, si le milieu se modifie brusquement, il se forme des œufs parthénogénétiques. Ces œufs parthénogénétiques peuvent d'ailleurs se former à partir d'une conidie déjà différenciée.

Parmi les Champignons, ce sont les Mucorinées qui ont fait l'objet des recherches les plus nombreuses, relativement à l'apparition de la sexualité. La sexualité des Mucorinées se manifeste par la formation de deux progamétanges qui se fusionnent pour donner un zygote. C'est le contact accidentel des hyphes appartenant à des sexes opposés qui se trouve être à l'origine de la genèse des progamétanges et par suite à l'origine de la manifestation de sexualité.

Les conditions de formation des zygotes ont fait l'objet de nombreuses recherches. Un certain nombre d'auteurs: de BARY et WORONIN (1866), BREFELD (1872), VAN TIEGHEM (1875—1876) montrent que la diminution de la quantité d'oxygène du milieu provoque la formation des zygotes. Mais, tandis que VAN TIEGHEM pense que l'appauvrissement du milieu détermine la sexualité, pour BAINIER (1884) c'est au contraire une alimentation abondante qui entraîne la formation des zygotes.

KLEBS (1892), dans ses recherches sur *Sporodinia grandis*, précise l'influence des divers constituants du milieu. L'abondance de la vapeur d'eau de l'atmosphère favorise l'apparition des



zygotes tandis qu'au contraire dans une atmosphère sèche la reproduction s'effectue par la voie asexuée des sporanges. La teneur en glucides du milieu nutritif a une grande importance pour l'apparition des zygotes.

FALCK (1902) montre également que la concentration en glucose du milieu nutritif doit être assez élevée pour que les zygotes puissent se former. D'après ZIKES (1925), les divers glucides: glucose, fructose, saccharose, maltose, lactose, inuline, peuvent être employés; ils ont tous un rôle favorable à la genèse des zygotes. Parmi les sources de l'azote, si les peptones, l'asparagine, l'azotate de potassium, se montrent propices à l'apparition des zygotes, le sulfate d'ammonium apparaît, au contraire, nuisible. Pour SCHWARTZ (1927), l'apparition de la sexualité dépend de la concentration du milieu et de la température.

On peut faire à la plupart de ces travaux une critique importante. Les milieux qui ont servi à faire les recherches présentent une composition variable et parfois, même, cette composition n'est qu'imparfaitement connue. SCHOPFER (1927—1928) a voulu échapper à cette critique et, dans ses recherches sur la sexualité des Mucorinées, il s'est astreint à utiliser des milieux synthétiques dans lesquels il a fait varier les composants carbonés et azotés. Etant données les conditions expérimentales rigoureuses de ces recherches, nous pouvons considérer que les conclusions de l'auteur expriment les qualités physico-chimiques véritables du milieu en rapport avec les manifestations de la sexualité, pour les espèces de Mucorinées étudiées.

SCHOPFER constate que les phénomènes sexuels sont en liaison intime avec les manifestations végétatives; toutefois, si le contact morphologique des myceliums est le facteur fondamental de la sexualité, il y a cependant des cas où ce contact ayant lieu les zygotes ne se forment pas. Les facteurs physiques (lumière, obscurité, température) agissent secondairement, dans des limites précises, soit parcequ'ils favorisent, soit parcequ'ils gênent la croissance.

L'action de la concentration totale du milieu est insuffisante pour expliquer les faits constatés. L'association des composés azoté et carboné est nécessaire à la formation des zygotes. L'élément glucidique et l'élément azoté doivent être, l'un et l'autre, présents.



En présence d'une dose constante d'asparagine, la genèse des zygotes est d'autant plus intense que la teneur en glucides est plus élevée. Si la dose constante d'asparagine augmente, les termes croissants en glucides restant identiques, la formation des zygotes est plus intense. L'action de l'asparagine s'ajoute donc à celle du glucide. Cette action dépend non seulement de la quantité absolue d'asparagine mais aussi du rapport  $\frac{\text{maltose}}{\text{asparagine}}$ . Il suffit que l'un des deux sexes soit bien nourri pour que les zygotes se forment.

Les substances azotées  $\text{NO}^3\text{K}$  et  $\text{C}^4\text{H}^5\text{O}^6\text{NH}^4$ , en proportions isoazotées, agissent d'une façon analogue. Le phosphate de potassium est indispensable à la formation des zygotes tandis que le sulfate de magnésium ne l'est pas. Parmi les acides aminés, c'est l'asparagine qui a l'action la plus efficace. Le pH le plus favorable est compris entre 7 et 7,5. Un toxique tel que le sulfate de cuivre peut, en petite quantité, avoir une action accélératrice.

SCHOPFER ne pense pas que les substances, dont il a ainsi précisé, d'une façon si remarquable, l'influence, agissent directement sur le processus sexuel. Ces substances agissent d'abord sur le développement végétatif. Toutes les substances qui favorisent ce développement sont également favorables à une manifestation plus intense des affinités sexuelles. Cependant, pour une substance, le seuil nécessaire à un développement végétatif suffisant est inférieur à celui qu'exige un début de formation de zygotes.

«Nous nous rendons compte de l'influence précise mais limitée du milieu qui ne parvient pas à modifier le sexe mais qui en conditionne les manifestations, qui permet de les prévoir et de les renouveler à volonté; nous constatons également la relativité de nos connaissances dans ce domaine, puisqu'un milieu défavorable empêche toute manifestation sexuelle alors que le sexe est parfaitement déterminé» (SCHOPFER, 1928, b, p. 252).

Un certain nombre de recherches apportent des précisions au sujet de l'influence que les facteurs physiques du milieu peuvent exercer sur l'apparition ou les modifications de la sexualité.

En ce qui concerne l'action du radium SARTORY, A, SARTORY, R et MEYER (1927, 1928) nous montrent, sur *Aspergillus Fresenius*, que l'apparition du phénomène de la sexualité provoquée par l'irradiation du radium se manifeste à la zone limite acide de croissance occasionnée par l'introduction d'un électrolyte dans le

milieu. La sexualité apparaît tout d'abord dans la zone profonde du milieu appauvrie en oxygène.

Les auteurs, dans leurs recherches sur l'espèce *Mucor spinosus* (1928, b), précisent qu'une irradiation à la dose de 5,5 millicuries par centimètre carré, à une distance de 8 cm. de la culture, a occasionné le phénomène sexué dans le milieu spécifique jus de carotte gélatiné dissocié par le chlorure de sodium. Les phénomènes apparaissent semblables dans les diverses espèces étudiées; après une période de latence de 5 à 8 jours l'irradiation provoque la sexualité, le milieu a été alors liquéfié et sa concentration en ions H a augmenté.

On peut rapprocher de ces résultats ceux obtenus par STEVENS (1928). Ce auteur a montré que l'action des rayons ultraviolets sur l'espèce *Glomerella cingulata* accélère beaucoup l'arrivée de la phase sexuelle.

NADSON et PHILIPPOV (1925) ont étudié l'action des rayons X sur les modifications de la sexualité chez les Mucorinées. Les espèces *Mucor genevensis* et *Zygorhynchus moelleri* élevées en cultures pures ont été soumises à des irradiations de durées variables. La fonction sexuelle s'est montrée très sensible à l'action des rayons X. La formation des zygotes se trouve rapidement réduite chez *M. genevensis* et cette espèce qui est normalement isogame manifeste parfois, sous cette influence, une certaine hétérogamie. Dans l'espèce *Z. moelleri*, l'action des rayons X peut supprimer totalement la fonction sexuelle. La reproduction asexuelle, par formation de sporanges, s'est montrée beaucoup moins sensible à l'action des rayons X.

L'action de doses faibles sur l'espèce *Z. moelleri* entraîne le dédoublement de la culture en deux races: la race claire, riche en sporanges et sans zygote, la race foncée avec beaucoup de zygotes et très peu de spores. Chacune de ces deux races peut conserver les caractères acquis. Les générations successives de la race privée de sexualité présentent un mycélium contenant une quantité considérable de globules de graisses colorés en orange vif.

La race, privée de sexualité, ainsi créée par l'action des rayons X, et que les auteurs appellent race orangée, a été suivie par eux pendant trois ans et demi, au cours de plus de 95 générations. Ces générations, quoique placées dans des conditions différentes, ont toutes conservé leurs caractères acquis, en particulier la

perte de sexualité et l'abondance de gouttellettes de graisse de couleur orange (NADSON et PHILIPPOV, 1928).

Sur la levure *Nadsonia fulvescens*, l'action des rayons X provoque des perturbations sexuelles décrites par NADSON et PHILIPPOV (1926). La copulation, dans le cas normal, se produit entre une grosse cellule (gamète femelle) et une petite cellule, issue par bourgeonnement de la première et se comportant comme gamète mâle. Il y a donc à la fois hétérogamie et pédogamie. Après l'action des rayons X, la cellule femelle se conjugue avec une autre cellule femelle qui lui est morphologiquement semblable. L'hétérogamie et la pédogamie ont donc disparu pour faire place à l'isogamie. En outre, il y a fonctionnement, en qualité de gamète mâle, d'une cellule qui se comporte normalement comme gamète femelle. On doit rapprocher cette dernière constatation des phénomènes de sexualité relative décrits par HARTMANN (1925—1930) dans de nombreuses publications. La transformation de *Nadsonia fulvescens* est un exemple de sexualité relative acquise par l'action des rayons X. Lorsqu'on soumet la levure à une irradiation plus intense que celle qui provoque les phénomènes décrits plus haut, on constate qu'elle perd sa sexualité et donne une race qui ne se reproduit plus que par voie asexuée.

#### 4. Les Protozoaires

BLĚAŘ (1924) a nettement montré que l'apparition de la sexualité chez *Actinophrys sol* était sous la dépendance directe du milieu. L'*Actinophrys* est cultivé dans un milieu dont la composition reste à peu près constante. Les individus sont repiqués chaque jour et pendant 33 mois ils ont pu se multiplier sans présenter de phase sexuelle, tandis que, dans la culture témoin, il y avait eu, pendant ce laps de temps, 43 fois des phénomènes de sexualité. D'autre part, on peut provoquer, à tout moment, l'apparition de la sexualité dans la culture, par suppression de nourriture, et cela non pas sur des individus débilités, mais sur des êtres sains et vigoureux.

On peut aussi provoquer l'apparition de la sexualité chez les individus que les zygotes viennent de produire et ceci démontre que la sexualité est indépendante du nombre des divisions effectuées auparavant, c'est à dire qu'elle ne dépend pas des conditions internes. Elle est indépendante de la valeur du pH du milieu dans les limites 5, 8 à 7 ainsi que des produits du métabolisme. En

résumé, la sexualité ne s'obtient jamais spontanément dans les cultures d'*Actinophrys*, elle y est toujours provoquée par des causes externes dont la plus importante est l'inanition.

Le phénomène de la conjugaison chez les Infusoires présente un certain nombre de qualités nucléaires quant à la maturation, la réduction chromatique et la fécondation, qualités qui, se trouvant communes aux Animaux et aux Végétaux, sont considérées comme représentant des caractères généraux de la sexualité. L'étude du phénomène de la conjugaison des Infusoires est donc susceptible de nous apporter des éclaircissements sur la sexualité en général, plus particulièrement sur les causes de l'apparition de ce phénomène et sur sa signification dans le cycle de la vie d'un organisme.

Le rôle des travaux de MAUPAS dans la connaissance de la conjugaison des Infusoires a été si considérable que les idées de ce savant sur la signification du phénomène ont naturellement dominé longtemps nos conceptions sur la sexualité dans ce groupe. MAUPAS constatait que la conjugaison apparaissait dans les cultures lorsque la multiplication végétative avait duré pendant une longue période. Les animaux donnaient alors des signes de senescence et la conjugaison, grâce à la régénération de l'appareil nucléaire qu'elle entraînait, se trouvait apporter à l'organisme, par l'amphimixie, une vigueur nouvelle. C'était là le rajeunissement caryogamique.

Si les conditions de milieu pouvaient intervenir et si, par exemple, l'inanition était capable de déterminer une crise de conjugaison dans une culture, le facteur externe ne jouait cependant là qu'un rôle secondaire. Il avait simplement provoqué, chez les Infusoires, l'état de senescence et cet état nouveau constituait la véritable cause de la conjugaison. Il y avait donc dans le cycle de la vie d'un Infusoire une alternance nécessaire entre la multiplication végétative et la reproduction sexuée et cette dernière dépendait uniquement de causes internes.

Il a été nettement démontré, par les travaux de CALKINS, WOODRUFF, METALNIKOW et d'autres auteurs, que le cycle nécessaire imaginé par MAUPAS n'existe pas et, qu'en réalité, dans des conditions de milieu convenables, les Infusoires peuvent se reproduire indéfiniment par bipartition sans que la sexualité intervienne.



WOODRUFF (1921—1929) a fait une culture prédigree de *Paramecium aurelia*, depuis le 1<sup>er</sup> mai 1907, en pratiquant la méthode de CALKINS (isolement journalier des individus conservés). Après 5 années de culture il avait obtenu 3021 générations; en mai 1915 la culture était arrivée à la 5071<sup>ème</sup> génération; en 1929, la culture avait atteint la 13500<sup>ème</sup> génération et, cependant, pendant toute cette durée de temps, aucun phénomène de sexualité n'avait apparu. La vitalité de la race et les caractères structuraux des animaux qui se sont ainsi reproduits uniquement par voie asexuée ne se trouvent pas modifiés.

METALNIKOW (1922) a pu faire la culture de l'espèce *Paramecium caudatum* pendant dix ans, il a obtenu 3697 générations sans aucun phénomène de sexualité. L'expérience prouve bien, là encore, que la conjugaison n'est pas obligatoire et que la cellule, dépourvue de la possibilité de se conjuguer, ne dépérit pas par dégénérescence sénile, mais qu'elle se multiplie avec la même énergie qu'auparavant.

L'apparition de la conjugaison dans le cycle de la vie de l'Infusoire ne présente donc pas le caractère d'une nécessité inéluctable dépendant des conditions internes. Elle est directement sous la dépendance des conditions de milieu.

Cependant l'étude des divisions du *Paramecium aurelia* et du *Paramecium caudatum* permet de constater, chez ces deux Infusoires, l'existence de petites fluctuations périodiques du taux des divisions; ce sont des rythmes de dépression. Or, coïncidant avec ces rythmes de dépression, il se produit une réorganisation nucléaire, sans fusion de noyaux, l'endomyxie. Pour WOODRUFF, cette endomyxie produit le même effet de rajeunissement que la conjugaison. On peut alors se demander si l'endomyxie ne constitue pas une espèce de parthénogénèse qui remplacerait la conjugaison, réalisant ainsi l'évolution cyclique prévue par MAUPAS. Si telle était la signification de l'endomyxie, les expériences de WOODRUFF et des autres auteurs auraient bien montré que la conjugaison n'est pas un phénomène nécessaire dans la vie de l'Infusoire, mais elles ne nous auraient pas apporté la même démonstration en ce qui concerne la sexualité; l'endomyxie pouvant être interprétée comme la manifestation d'une forme particulière de la sexualité.

Toutefois, les phénomènes ne se présentent pas toujours avec les caractères constatés chez les *Paramecium* et BEERS (1929)



a pu faire la culture de l'espèce d'Infusoire *Didinium nasutum* pendant 1384 générations sans qu'il ait apparu dans ses cultures ni conjugaison ni endomyxie. Les dernières générations obtenues avaient tous les caractères de l'espèce; elles étaient aussi vigoureuses que celles du début.

Dans un autre groupe, chez les Algues, HARTMANN (1917—1921) fait des cultures de l'espèce *Eudorina elegans*. Des types issus d'une souche qui, à l'état libre, présentaient fréquemment des manifestations de sexualité, ne montrent jamais de gamètes dans les cultures. Les nouvelles conditions de milieu ont donc supprimé la sexualité. La culture a été poursuivie pendant 5 ans; 1300 générations se sont succédées sans apparition de sexualité.

HARTMANN estime que le matériel *Eudorina* est particulièrement favorable pour savoir si la vie peut se poursuivre indéfiniment sans sexualité. Ici, en effet, il n'y a aucun phénomène qui rappelle l'endomyxie des Ciliés. La suppression de la sexualité est bien totale. Il est fort possible, d'ailleurs, que le phénomène de l'endomyxie ne soit pas d'origine interne, qu'il n'ait pas la signification d'une parthénogénèse mais qu'il soit simplement une diminution du rythme des multiplications due à des influences externes, non précisées. Cette opinion se trouve confirmée par les constatations faites par BELAR (1924) sur *Actinophrys sol*. Cet auteur a montré, en effet, que les dépressions qui se manifestaient dans ses cultures, entraînant une diminution du rythme de la multiplication, étaient toujours causées par l'action des facteurs externes.

Ainsi, d'une part, aucune démonstration n'a été apportée permettant de conclure que l'endomyxie était véritablement une forme de parthénogénèse; nous sommes simplement en présence d'une interprétation essayant de concilier les faits nouveaux avec la conception de MAUPAS. D'autre part, les travaux de BEERS, de HARTMANN, de BELAR permettent de considérer l'endomyxie, non pas comme l'expression particulière d'un cycle nécessaire, dominé par des causes internes; mais simplement comme une manifestation qui se trouve sous la dépendance des facteurs externes.

Il résulte de cette discussion que l'existence de l'endomyxie ne paraît pas entraîner, comme conséquence, la restriction des conclusions qui se dégagent des expériences de cultures d'Infusoires. Les expériences de WOODRUFF, de METALNIKOW et

autres auteurs, montrent que la sexualité n'est pas un phénomène nécessaire dans la vie de l'Infusoire. Les travaux que nous allons examiner confirmeront d'ailleurs cette conclusion.

L'influence des conditions de milieu sur l'apparition de la sexualité étant nettement démontrée, nous devons approfondir cette question et nous demander dans quelle mesure les résultats acquis nous permettent de préciser la nature des facteurs qui provoquent ou qui retardent la sexualité.

CALKINS (1902), JENNINGS (1910, 1913) peuvent provoquer la conjugaison des Infusoires en faisant passer brusquement les cultures d'un milieu à nourriture abondante à un régime insuffisant. ENRIQUES (1908 à 1910) montre l'insuffisance de la conception de MAUPAS sur la senescence. Il insiste sur l'influence des conditions externes et en particulier sur le rôle des variations de la flore bactérienne des cultures. Il montre, en outre, que l'introduction de sels dans la culture a une action efficace pour provoquer la sexualité. En 1924, étudiant la reproduction chez les Infusoires à un point de vue général, ENRIQUES démontre que la fécondation ne fait pas nécessairement partie du cycle.

ZWEIBAUM (1912) précise quelles sont les conditions nécessaires et suffisantes pour la conjugaison du *Paramecium caudatum*. Le changement brusque de l'équilibre nutritif dans le sens d'une diminution de nourriture apparaît comme une condition essentielle. La présence des sels est indispensable à la conjugaison. Pour chaque sel, il existe des concentrations minima, optima et maxima. Le chlorure d'or produit les épidémies de conjugaisons les plus intenses aux concentrations comprises entre  $\frac{M}{24000}$  et  $\frac{M}{48000}$ . Le chlorure de fer est également assez favorable à la conjugaison.

AUSTIN (1927) montre l'influence des facteurs suivants: nourriture, concentration du milieu en sels, concentration en ions H, teneur en O et en CO<sup>2</sup> du milieu, accumulation des produits de l'activité de l'Infusoire. Les recherches ont porté sur l'espèce *Uroleptus mobilis*. La conjugaison dépend de la valeur du pH dans les limites 5,2 à 8,6. En général un pH faible est plus favorable qu'un pH élevé. Une accumulation de gaz carbonique favorise la conjugaison.

L'étude la plus complète et la plus précise de la question a été faite par CHATTON et M<sup>me</sup> CHATTON (1923 à 1929). Les auteurs font la critique des conditions expérimentales réalisées dans les

travaux de leurs prédécesseurs. Ils montrent que pour définir les conditions qui modifient le cycle, on ne doit pas travailler sur des cultures ouvertes, à flore bactérienne indéterminée et variable, mais qu'il est indispensable d'avoir recours aux cultures fermées entretenues avec une flore bactérienne simple.

CHATTON et M<sup>me</sup> CHATTON (1923, a, b, 1925) ont pu déterminer expérimentalement la conjugaison dans l'espèce *Glaucoma scintillans*, espèce à conjugaison rare. Ils montrent qu'il est possible de provoquer la conjugaison de cette espèce dans des cultures où elle ne se produit jamais naturellement. La culture pédi-gree est entretenue par une seule espèce bactérienne. Elle se reproduit indéfiniment par multiplication si on effectue des repiquages tous les 8 jours. La conjugaison dépend de trois facteurs. L'épuisement du milieu nutritif, qui cause un déséquilibre trophique, est le facteur primordial. Un deuxième facteur est constitué par la présence, dans le milieu, de certains sels à un minimum de concentration. Le troisième facteur, qui est le facteur bactérien, peut, dans certains cas, remplacer le facteur sel. Le rapport de la dose de sels à la dose de glucose intervient dans le déterminisme de la conjugaison, à la condition qu'une certaine concentration de sels ne soit pas dépassée et qu'une certaine concentration de glucose soit atteinte.

Dans leurs recherches de 1927 et 1929, les auteurs ont pu préciser nettement l'action du glucose, celle du pH du milieu et la signification véritable du facteur bactérien. Les conclusions générales qui se dégagent de ces recherches sont les suivantes. L'apparition de la sexualité n'est pas la conséquence d'une multiplication intense et prolongée et aucune des 3 conditions internes essentielles de MAUPAS: senescence, maturité caryogamique, ascendance hétérogène, n'est requise. L'inanition est un facteur toujours nécessaire, il agit comme facteur durable et non comme facteur différentiel. Cependant, l'inanition n'est pas une condition suffisante. La nécessité de l'action simultanée de 3 autres facteurs: pH convenable, délai zygotène et facteur spécifique, explique les résultats inconstants des auteurs précédents et leur tendance à invoquer des causes internes. Il est probable d'ailleurs que les facteurs spécifiques varient avec les genres et les espèces d'Infusoires.

Dans ses recherches sur les Acinétiens, COLLIN (1912) ne s'est pas préoccupé spécialement, comme les auteurs que nous

venons d'étudier, des causes de l'apparition de la sexualité. Il a fait cependant une remarque intéressante à ce point de vue: «chez *Tokophrya cyclopum*, en affamant brusquement une culture intensive sur *Cyclops*, j'ai réussi à déterminer expérimentalement la maturité sexuelle, presque simultanée, d'un grand nombre d'individus». (p. 206). Cette observation est en accord avec les résultats que nous avons signalés; elle contribue à montrer que la notion de l'action du milieu dans l'apparition de la sexualité présente bien un caractère général.

### 5. Conclusions

L'étude que nous venons de faire sur les conditions d'apparition de la sexualité dans les groupes les plus variés, tant du règne végétal que du règne animal, nous a montré que l'apparition de ce phénomène au cours de la vie d'un organisme n'était pas, comme on l'a cru parfois, totalement dominée par les facteurs internes.

Il n'est plus possible, aujourd'hui, de conserver l'ancienne conception d'après laquelle l'apparition de la sexualité, à un moment déterminé de la vie de l'organisme, était considérée comme l'expression d'une étape nécessaire, conséquence fatale d'un cycle prédéterminé dont les causes internes réglaient le mécanisme; les facteurs externes étant tout au plus capables de modifier la durée des périodes de ce cycle. En réalité, nous avons vu que, dans les groupes les plus divers, l'apparition ou la disparition de la sexualité peuvent se trouver en corrélation intime avec les conditions de milieu. Pour les groupes qui se prêtent particulièrement bien à une étude expérimentale approfondie, il a même été possible de déterminer avec assez de précision l'action des facteurs externes pour obtenir, à volonté, soit la suppression de la sexualité, soit son apparition, grâce à des modifications convenables du milieu.

Ces conditions expérimentales ne nous placent pas, d'ailleurs, dans des situations totalement différentes de celles qui peuvent se trouver réalisées dans la nature puisque nous avons vu des exemples d'organismes pour lesquels la différence qui existe entre deux races se trouve simplement due à la disparition de la sexualité dans un groupe qui s'est trouvé soumis à des conditions particulières de milieu. Enfin, il existe des organismes, comme



les Levures, chez lesquels on a pu constater l'existence des diverses étapes d'une rétrogradation de la sexualité et GUILLIERMOND (1910—1912), dans ses recherches sur la sexualité des Saccharomycétacées, distingue 4 types de levures marquant les 4 étapes de l'évolution régressive de la sexualité:

1° Les unes qui conservent la copulation ancestrale isogamique ou hétérogamique à l'origine de l'asque (*Schizosaccharomyces*, *Zygosaccharomyces*, *Debaryomyces*).

2° D'autres, qui ont perdu cette copulation, tout en conservant des vestiges d'attraction sexuelle (*Schwanniomyces* et *Torulaspora Rosei*).

3° D'autres, qui ont perdu la copulation ancestrale et l'ont remplacée par une copulation entre les ascospores (*S. Ludwigii*).

4° D'autres, enfin, qui n'ont plus aucune manifestation sexuelle; ce sont les plus nombreuses.

En créant des conditions expérimentales qui, par des modifications convenables du milieu, nous permettent, soit de retarder indéfiniment les manifestations de la sexualité, soit, au contraire, d'en provoquer l'apparition, à volonté, nous n'avons donc pas réalisé des conditions nouvelles de vie constituant un phénomène anormal, une espèce de monstruosité physiologique; nous avons simplement obtenu des conditions de milieu convenables qui, dans la nature, ont du parfois constituer le facteur initial de la différenciation de certaines races.

Quelle est donc la signification véritable de la corrélation intime qui apparaît parfois entre les manifestations de la sexualité et les qualités physico-chimiques du milieu? Pour l'un des groupes qui se prêtent cependant le mieux à une étude approfondie des facteurs externes, le groupe des Mucorinées, SCHOPFER (1928, b) nous donne l'impression suivante: «Le mécanisme de l'action du milieu n'est pas possible à expliquer; de sa compréhension découlerait celle de la nature intime de la sexualité; il faut reconnaître que cette explication n'est guère possible actuellement». (p. 252). Il est facile de voir que, pour les autres groupes, si nous cherchons, d'après les résultats acquis jusqu'à ce jour, quelle est la signification véritable de l'action des facteurs externes, nous arriverons à des conclusions empreintes d'un aussi grand pessimisme.

Mais, si nous ne pouvons pas connaître encore, d'après les résultats des recherches que nous avons examinées dans ce chapitre,



quelle est la signification véritable et profonde de la sexualité, nous pouvons cependant dégager de ces résultats des conclusions générales intéressantes. Nous avons insisté, plus haut, sur l'une de ces conclusions. Elle fait ressortir toute l'importance que peut présenter la connaissance des caractères physico-chimiques pour comprendre le phénomène de la sexualité. Puis qu'il est démontré que l'influence du milieu peut modifier totalement les manifestations de la sexualité, l'étude des corrélations qui existent entre le milieu et le sexe apparaît comme un problème dont nous pouvons déjà pressentir le grand intérêt et pour cette raison le chapitre que nous venons de traiter constitue une bonne introduction à la physico-chimie de la sexualité.

Les facteurs externes qui peuvent provoquer ou retarder l'apparition de la sexualité sont très variés mais nous avons remarqué cependant qu'un grand nombre d'expériences ont fait ressortir l'influence des conditions de nutrition. Il existe une corrélation entre les perturbations physico-chimiques qui s'accomplissent dans la cellule à la suite des variations du milieu nutritif et les manifestations de la sexualité. Nous pouvons dire que d'une façon générale ces perturbations représentent des modifications dans le métabolisme cellulaire. Les variations du métabolisme pouvant avancer ou retarder les manifestations sexuelles, la sexualité nous apparaît être sous la dépendance directe du métabolisme. Nous ne pouvons toutefois préciser davantage puisque chez certains organismes comme les Acinétiens le jeûne provoque la conjugaison tandis qu'au contraire l'insuffisance de nutrition entraîne la disparition de la sexualité chez les Mucorinées.

Liaison intime entre le métabolisme de l'individu et les manifestations de la sexualité, possibilité de modifier les manifestations sexuelles en introduisant des perturbations dans le métabolisme, telles sont les conclusions générales qui se dégagent de notre étude sur la naissance de la sexualité.

---

### CHAPITRE III

## LES DIFFÉRENCES SEXUELLES MORPHOLOGIQUES

1. Le règne animal. 2. Le règne végétal.
3. La signification des différences morphologiques sexuelles.

Chez les espèces à sexes séparés, types gonochoriques, la nature de la glande reproductrice et les dispositions anatomiques qui sont indispensables au fonctionnement de cette glande constituent les caractères sexuels primaires. A ces différences fondamentales entre les sexes viennent s'ajouter d'autres différences qui ne paraissent pas avoir un lien direct avec le fonctionnement des organes de la reproduction, ce sont les caractères sexuels secondaires.

Ces divers caractères, tant primaires que secondaires présentent une grande variété. Nous n'essayerons pas d'en faire ici une description qui sortirait du cadre que nous nous sommes tracés. On pourra consulter, à ce sujet, les traités classiques et aussi les ouvrages de CUNNINGHAM (1900), de CAULLERY (1913), de CHAMPY (1924) et de CORRENS (1928). Nous voulons simplement noter l'existence et la variété des caractères sexuels secondaires dans les groupes les plus divers et essayer d'en comprendre la signification.

Les caractères morphologiques sexuels, souvent décrits sous le nom de caractères sexuels secondaires, nous intéressent au point de vue de la physico-chimie de la sexualité par le fait qu'ils constituent l'expression d'un mode de développement, de croissance ou de nutrition, qui se trouvent différents suivant le sexe considéré. Ils peuvent ainsi se rattacher à des qualités physico-chimiques ou physiologiques de l'organisme qui sont en rapport avec la sexualité.

Si les conditions de vie des deux sexes sont très différentes, le dimorphisme sexuel pourra atteindre une grande ampleur. C'est ce qui se trouve réalisé dans les espèces de Copépodes, Epicarides ou Poissons ayant des mâles nains parasites. Tous les cas pour lesquels le dimorphisme sexuel se trouve en corrélation avec le mode de vie ou le milieu constituent des cas d'interprétations difficiles, par suite de la complexité des facteurs qui interviennent, et ce ne sont pas toujours les exemples réalisant un dimorphisme sexuel exagéré qui se montrent les plus favorables à l'étude des différences sexuelles morphologiques.

### Le Règne animal

Chez l'homme, le développement du système pileux, la forme du larynx, la taille plus élevée, l'étroitesse du bassin, constituent des caractères sexuels secondaires masculins auxquels s'opposent le développement des mamelles et la tendance à l'adiposité, caractères féminins. Au point de vue de la conformation du squelette certains caractères sexuels ont été mis en évidence.

BAUDOIN (1920) exprime l'indice condylien d'un crâne humain en faisant le quotient du diamètre transverse maximum par le diamètre longitudinal de la surface articulaire du condyle. Le résultat ainsi obtenu étant multiplié par 100. On obtient les nombres suivants :

Chez l'homme les valeurs varient de 40 à 50 : la moyenne est 45.

Chez la femme les valeurs varient de 50 à 70 : la moyenne est 60.

Grâce à ces résultats, l'auteur peut établir le diagnostic du sexe par le seul examen du condyle occipital. Pour les mêmes raisons d'ailleurs, l'indice glénoïdien de la vertèbre atlas, où se loge le condyle, permet, lui aussi, d'établir le diagnostic du sexe.

MENDÈS-CORRÉA (1923) a fait des études comparées sur les squelettes de la race portugaise. La femme présenterait un rapport plus faible que l'homme entre les longueurs du radius et de l'humérus. En outre, ses membres supérieurs seraient relativement plus courts que ceux de l'homme et ainsi son allure générale se trouverait être moins simienne que celle de l'homme.

Chez les Mammifères, parmi les caractères du mâle, notons la crinière du lion, les poils frisés du front du taureau, la barbe du bouc et de certains singes. Parmi les ruminants, les cornes sont souvent l'apanage du mâle (cerf, chevreuil); quand elles

existent dans les deux sexes, elles sont plus développées chez le mâle que chez la femelle (bouc, girafe). Parfois, une différence se manifeste dans les pigments épidermiques (mandril); d'autres fois dans le développement des dents qui sont plus fortes chez les mâles (défenses du sanglier).

Dans la classe des Oiseaux le dimorphisme sexuel est parfois très prononcé, c'est le cas du coq, du dindon. Chez le paon et le faisan, la différence est encore plus nette: plumage terne de la femelle, plumage richement coloré chez le mâle. L'humeur belliqueuse des mâles qui se manifeste dans diverses espèces constitue une différence sexuelle physiologique.

Les caractères sexuels secondaires sont peu développés chez les Reptiles mais assez nets chez les Batraciens. Il apparaît, au moment de la reproduction, une crête dentelée sur le dos du triton mâle. Le mâle de la grenouille présente, sur le pouce, un bourrelet caractéristique. SALLER (1927) a donné des mesures concernant les diverses parties du squelette de la grenouille *Rana temporaria*. Il a pu faire apparaître des différences sexuelles assez précises pour déterminer le sexe d'un squelette. En général, d'ailleurs, le seul examen de l'humérus est suffisant pour faire cette détermination.

Chez divers Poissons, à l'époque de la reproduction, il apparaît un épaississement de la peau ou le développement de verrues cornées chez les mâles. L'épinoche mâle au moment du frai a des teintes très vives; ses yeux sont verts avec des reflets métalliques, la gorge et le ventre sont d'un cramoisi éclatant et le corps tout entier présente un aspect translucide. La femelle, conserve au contraire un aspect plus terne, le dos et les yeux sont bruns, le ventre blanc.

Certains groupes d'Invertébrés ont un dimorphisme sexuel peu marqué. Chez les Echinodermes, le cas de l'ophiure *Ophiacantha vivipara* dont les femelles ont 5 bras tandis que les mâles en ont 6 ou 8 est une exception. Les Mollusques constituent également un groupe à faible dimorphisme sexuel; parmi eux *Lacuna pallidula* est un Gastéropode marin dont le mâle est trois fois plus petit que la femelle.

Les différences de pigmentation sont assez fréquentes dans les groupes les plus divers: écailles de papillons, soies des Annélides polychètes, couleur des coléoptères (chez *Hoplia coerulea* le mâle est bleu, la femelle est rouge).

La classe des Insectes présente une très grande variété dans le dimorphisme sexuel, pour la couleur et la forme des ailes. Le mâle de *Papilio merops* a les ailes jaunes bordées de noir, tandis que la femelle a les ailes brunes avec de larges taches bleues. Dans l'espèce *Diadema misippus* les ailes sont noires avec une frange bleue et une tache blanche chez le mâle, tandis que, chez la femelle, elles sont d'une couleur brune orangée avec des raies noires. Le mâle de *Lymantria dispar* est beaucoup plus petit que la femelle; il est brun sombre tandis que la femelle est blanche. Chez les libellules (agrion), les mâles ont le corps bleu vif et les ailes noires, tandis que les femelles ont le corps vert et leurs ailes sont transparentes.

On trouve en outre chez les Insectes de nombreuses différences sexuelles dans la disposition des appendices. Les cornes céphaliques ou prothoraciques présentent, dans ce groupe, des variations sexuelles analogues à celles des cornes de Vertébrés en ce sens que tantôt le mâle seul en possède, la femelle en étant dépourvue, tantôt le mâle les a seulement un peu plus grandes que la femelle. Les groupes des Scarabéides, Dynastides, Oryctides et Cétonides offrent de nombreux exemples de cet aspect du dimorphisme sexuel. Nous citerons le cas du *Chalcosoma atlas* dont le mâle porte trois cornes qu'on ne retrouve pas chez la femelle et celui du *Dynastes hercules* dont le mâle possède deux longues cornes fixées l'une sur la tête l'autre sur le corselet, alors que la femelle est dépourvue de ces appendices.

Les antennes du hanneton portent des lamelles plus nombreuses chez le mâle que chez la femelle. Les mandibules du Lucane qui, chez la femelle ont la taille normale des pièces buccales correspondantes des autres Coléoptères, prennent chez les mâles un développement exagéré et deviennent des cornes crénelées. Le Dytique mâle présente les pattes antérieures un peu différentes de celles de la femelle. Les trois premiers articles des tarses sont élargis en palettes et garnis de poils rigides.

Parfois, l'un des sexes est dépourvu d'ailes. Chez les Blastophages c'est le sexe masculin qui est aptère mais presque toujours ce sont les femelles comme chez les *Hibernia*, les *Orgyia*, les *Psyche*. Chez le Lampyre ou ver luisant, non seulement la femelle est aptère mais elle présente une luminescence très nette qu'on ne retrouve pas chez le mâle.



Chez les Crustacés de nombreuses espèces de Crabes présentent un dimorphisme dans la forme des pattes; les pinces sont souvent plus fortes chez le mâle. Les segments de l'abdomen sont plus nettement séparés chez la femelle que chez le mâle, les appendices abdominaux sont différents. Malgré les très nombreuses observations faites sur ce groupe, CH. PÉREZ (1928) a décrit récemment des caractères sexuels secondaires qui étaient restés inaperçus jusqu'à ce jour. Il est donc très probable que, malgré le grand nombre de différences morphologiques sexuelles déjà décrites, nous ne connaissons pas encore toutes les manifestations de la sexualité dans le domaine de l'anatomie.

## 2. Le Règne végétal

Le dimorphisme sexuel, quoique moins prononcé que chez les animaux, existe néanmoins dans le règne végétal. GOEBEL (1910) donne une longue liste d'exemples de ce dimorphisme et plus récemment CORRENS (1928) a repris l'étude de cette question. Nous indiquerons rapidement ici quelques uns des cas les plus typiques et les plus connus.

Chez quelques Restiacées la différence entre la plante mâle et la plante femelle est si considérable que les botanistes hésitaient à donner le même nom aux deux individus sexués de la même espèce. Dans l'espèce *Melandrium album*, le mâle a les feuilles plus petites et plus étroites que celles de la femelle. Les mâles de *Ginkgo biloba* sont de plus grande taille et ont les branches plus fortes; ils ont en outre une germination plus rapide. Dans l'If (*Taxus baccata*) les arbres mâles deviennent plus hauts et ont des entrenœuds plus longs.

Le chanvre a fait l'objet d'un grand nombre de remarques. HEYER (1884) signale une différence dans la longueur des entrenœuds. Au début de la floraison les feuilles mâles sont d'un vert plus sombre; plus tard la différence de teintes diminue et, à la fin de la floraison, les femelles ont une teinte plus sombre que celle des mâles. La moyenne des poids des pieds femelles est nettement supérieure à celle des mâles.

D'après BREDEMANN (1927) la masse des fibres est plus grande dans les pieds de chanvre mâle:

Pied mâle; moyenne du poids des fibres: 13.71 % — minimum: 10,23 — maximum 18,55.

Pied femelle; moyenne du poids des fibres: 11,06 % — minimum: 8,40 — maximum 13,77.

La différence morphologique sexuelle est assez précise, dans le chanvre, pour que les cultivateurs puissent distinguer les sexes à l'aspect des premières feuilles.

SPRECHER (1913) constate, chez cette plante, les différences de longueurs au moment de la floraison. Les pieds mâles sont plus longs, le rapport des longueurs est de  $\frac{120}{100}$ , mais plus tard, après la floraison, la différence s'atténue. La variabilité de longueur des pieds est plus grande chez les femelles que chez les mâles. Il en est de même pour le poids; l'amplitude de ses variations est également plus grande chez les femelles et leur poids est plus considérable. Si le poids des mâles est représenté par 1, celui des femelles sera 1,3.

Chez *Rumex acetosa*, SPRECHER (1913) constate également que l'amplitude des variations de tailles est plus étendue dans le sexe féminin; quant au rapport des longueurs, il se trouve, ici, défavorable au mâle. La longueur des pieds mâles étant représentée par 100, celle des pieds femelles sera de 122.

Dans les espèces *Silene Roemerii* et *Antennaria dioica*, d'après quelques mesures faites à l'époque de la floraison, les pieds femelles sont plus longs que les pieds mâles (CORRENS, 1928). Une différence sexuelle analogue existe également dans diverses espèces du genre *Petasites*.

On savait déjà que la teinte des pieds mâles de *Mercurialis annua* est d'un vert plus clair que celle des pieds femelles qui est au contraire vert sombre et que les entrenœuds des femelles sont légèrement plus courts avec l'allure plus massive. SOUVILLE (1925) a repris l'étude des différences morphologiques sexuelles de cette espèce. Il constate que le pied femelle a un port plus ramifié, plus touffu, plus serré, dû à la fois à l'insertion à angle droit des rameaux de 1<sup>er</sup> ordre et à la croissance plus faible des entrenœuds du sommet. En outre, le pied femelle semble avoir des feuilles moins longues, un peu moins larges et à pétioles plus courts que chez le mâle. Le port plus élancé du mâle est dû à la fois à l'insertion à angle aigu des rameaux de 1<sup>er</sup> ordre et à l'allongement plus grand des entrenœuds du sommet. Les différences sexuelles anatomiques signalées par LAURENT: tige femelle plus épaisse avec formations secondaires plus développées

et cellules de plus grands diamètres n'ont pas été retrouvées par SOUVILLE qui a simplement constaté que les cellules de l'assise sous épidermique de l'écorce étaient plus grandes dans les tiges mâles.

SPRECHER (1913) dit qu'en ce qui concerne les Cryptogames on sait, depuis longtemps, que les individus mâles chez les Algues, les Mousses et les Fougères sont plus petits que les individus femelles.

### 3. La signification des différences morphologiques sexuelles

Quoique l'examen que nous venons de faire soit incomplet, il nous donne, cependant, une idée de la répartition très générale des caractères sexuels secondaires et de leur grande diversité. Même en limitant les comparaisons que nous pouvons faire, dans chacun des règnes, végétal et animal, aux grands embranchements, nous ne pouvons dégager aucun caractère anatomique général du dimorphisme sexuel.

Cette constatation ne doit pas nous surprendre. Les caractères sexuels morphologiques ne sont que des manifestations, sur les divers aspects des formes vivantes, des différences chimiques et physiologiques qui existent entre les sexes. Or, ces formes vivantes sont précisément d'une multiplicité déconcertante et nous ne devons pas être plus surpris de la variété des caractères sexuels morphologiques que nous ne le sommes de l'extraordinaire variété des formes vivantes.

L'anatomie comparée, l'embryologie et l'histologie ont fait apparaître les ressemblances qui existent, dans les divers embranchements, entre des espèces très différentes au point de vue morphologique, mais c'est surtout la cytologie qui nous a montré les analogies profondes existant entre tous les êtres malgré l'infinie variété des formes.

C'est également l'étude de la cellule qui a permis de dégager le caractère morphologique très général de la sexualité. Envisagé au point de vue cytologique, le problème de la sexualité prend sa véritable signification. Il consiste, en définitive, du haut en bas de l'échelle des êtres organisés, en la fusion de deux gamètes. Nous n'avons donc pas à rechercher les ressemblances entre les diverses manifestations morphologiques des caractères sexuels secondaires, car ce n'est point dans l'expression anatomique que les analogies existent mais bien dans le plan cytologique lui même.

Les différences de taille, de forme et de mobilité des cellules qui se conjuguent constituent un caractère intéressant au point de vue morphologique et les auteurs ont essayé de préciser la signification de l'isogamie et de l'hétérogamie, mais ces divers problèmes ont été surtout étudiés, jusqu'à ce jour, au point de vue de leur signification dans la phylogénie. Peut-être, d'ailleurs, a-t-on exagéré l'importance qu'il convient de leur attribuer. C'est l'impression qui semble se dégager de certains résultats.

Divers Acinétiens possèdent simultanément trois modes de conjugaison différents: isogamie partielle, isogamie totale et anisogamie. COLLIN (1912), en décrivant le fait nous dit: «je n'en saurais encore fournir aucune explication plausible.» (p. 216). Chez les Champignons, GUILLIERMOND et NEGRONI (1929) montrent que, dans l'espèce *Saccharomyces marxianus*, bien que l'hétérogamie soit prédominante, on trouve cependant tous les intermédiaires entre l'isogamie et l'hétérogamie.

Une des différences sexuelles morphologiques fondamentales est une différence d'ordre nucléaire; d'une façon plus précise, une différence dans le jeu des chromosomes, et c'est ce qui donne à l'étude chromosomique de la sexualité un intérêt considérable.

Les caractères cytologiques de la sexualité sont-ils limités aux phénomènes nucléaires? Nous ne le pensons pas. Nous croyons, au contraire, que chacun des divers constituants de la cellule traduit, à sa manière, l'existence de la sexualité. Ce qui fait l'originalité de la notion de sexualisation cytoplasmique dans sa partie morphologique, c'est que, précisément, elle nous démontre l'existence de différences morphologiques cellulaires sexuelles autres que celles du noyau: différences dans le chondriome, différences dans les éléments de Golgi, différences dans la taille des éléments de réserves. Il est possible que ces différences, dont l'existence a été démontrée pour le groupe des Sporozoaires (JOYET-LAVERGNE, 1923, 1924, 1925) aient un caractère général. Il y a là incontestablement, un vaste champ de recherches à explorer.

Nous pouvons conclure de l'étude que nous venons de faire que le problème des différences morphologiques entre les sexes ne se présente comme une question d'ordre général que lorsqu'il est envisagé au point de vue de la morphologie cellulaire. Il est en définitive un problème de cytologie.

Les différences morphologiques entre les sexes peuvent être considérées comme des manifestations des différences physiologiques et des différences chimiques en rapport avec la sexualité; elles sont une preuve de l'existence de ces différences. En considérant les caractères sexuels secondaires à ce point de vue, nous pouvons tenter un rapprochement qui nous paraît susceptible de constituer la base d'une hypothèse de travail.

Dans le règne animal, les manifestations des caractères sexuels secondaires apparaissent très fréquemment dans les formations cutanées dermiques ou épidermiques d'aspects très divers et de toute nature: dents, poils, plumes, écailles, ergots, cornes etc. . . .

Les dents placoides de certaines raies (*Raja clavata*, par exemple) sont différentes suivant le sexe, ces différences sont d'ailleurs temporaires. Les dents buccales sont souvent différentes d'un sexe à l'autre; un développement plus important se manifeste dans le sexe mâle. Les canines des Primates, des Equidés, des Porcins. (*Sus scrofa*, *Babiroussa*), de divers Cervidés (*Cervus Muntjac*) sont souvent plus développées chez le mâle que chez la femelle. Le même phénomène se manifeste pour les incisives chez les Proboscidiens. La dent du Narval est absente chez la femelle.

Pour les poils des Mammifères, mêmes constatations; c'est en général chez le mâle que le système pileux se développe davantage: barbe de l'homme, du cynocéphale, du bouc; crinière du lion.

Les plumes des Oiseaux mâles sont souvent plus développées que celles des femelles: faucilles, camail et lancettes du coq; queue du paon; plumes spéciales des paradisiers mâles.

D'autres formations cutanées sont également l'apanage du mâle: verrues qui apparaissent temporairement sur la tête du vairon mâle; crête dorsale du triton; appendice nasal du caméléon mâle; nageoire caudale du *Xyphophorus Helleri*, poisson dont le mâle présente les rayons inférieurs de la nageoire caudale allongés en une épée aiguë; enfin, ergot du coq.

Chez les Mammifères, les cornes du mâle sont toujours plus développées, quand il y a une différence: renne, antilope, mouton, gazelle. Si la corne nasale du rhinocéros femelle est plus longue, elle est beaucoup moins massive que celle du mâle.



Les cornes de certains Reptiles, formées, la plupart du temps, d'écailles hypertrophiées, peuvent avoir parfois un substratum ou un axe osseux. CHAMPY (1924) a montré que ces cornes sont plus développées chez les mâles.

Les crêtes peuvent se rapprocher des cornes. Chez certains Gallinacés le tissu érectile qui forme la crête se solidifie partiellement; là encore, cette formation cutanée est propre au mâle ou est plus développée chez lui que chez la femelle.

Parfois, une huppe de plumes se substitue à la crête érectile. Elle est quelquefois commune aux deux sexes, mais, le plus souvent, elle est propre au mâle et présente des variations sexuelles analogues à celles de la crête érectile habituelle.

CHAMPY (1924), qui dans son ouvrage: «Sexualité et Hormones» fait les diverses constatations que nous venons d'énumérer, nous dit: «Le groupe hétérogène constitué par l'ensemble des cornes et des crêtes l'est peut-être moins qu'il ne paraît, car l'os spongieux et très vasculaire qui les constitue ne diffère du tissu érectile que par la calcification; les deux tissus se substituent fréquemment l'un à l'autre. Ce qu'il y a de singulier, c'est qu'on retrouve des excroissances céphaliques ayant une tout autre structure microscopique et une tout autre valeur morphologique, mais un aspect d'ensemble analogue chez beaucoup d'Invertébrés, où elles sont aussi propres au mâle.» (p. 86).

Les différences sexuelles portant sur les formations cutanées avaient frappé DARWIN qui a tiré de leur existence des arguments en faveur de sa théorie sur la sélection sexuelle.

CHAMPY a voulu se libérer des conceptions purement morphologiques et histologiques en essayant, de retrouver dans des appendices sexuels hétéroclites des caractéristiques évolutives communes. Il y a là une façon originale et intéressante d'étudier le phénomène de croissance; toutefois, cette étude ne nous apporte encore aucun éclaircissement sur les caractères différentiels de la sexualité.

Nous nous proposons d'examiner le problème à un autre point de vue. Les diverses manifestations morphologiques, portant sur des formations cutanées variées, ont bien le caractère assez général d'être plus développées chez le mâle. Elles semblent bien pouvoir se rattacher à un état physiologique ou à des qualités chimiques propres à ce sexe. Mais quelle est la différence chimique

ou physiologique dont ces caractères sexuels morphologiques constituent une manifestation ?

Cette différence physico-chimique sexuelle devra présenter un double caractère ; 1<sup>o</sup> elle devra être en relation avec la genèse des formations épidermiques qui, dans des groupes divers, constituent un caractère sexuel morphologique 2<sup>o</sup> sa répartition dans les organismes devra avoir un caractère d'assez grande généralité. Une substance nous paraît pouvoir répondre à ces conditions, c'est le glutathion.

GIROUD (1928) puis GIROUD et BULLIARD (1928) ont étudié la répartition du glutathion dans le revêtement cutané de l'homme, du cobaye et du porc. Ils ont montré que le glutathion joue un rôle dans le développement de la kératinisation. Cette substance est, en effet, la source des groupements sulfurés fixes de la kératine.

D'autre part, JOYET-LAVERGNE (1927) avait montré que la teneur en glutathion différait d'un sexe à l'autre et qu'elle constituait un caractère de sexualisation cytoplasmique dans des groupes divers.

Puisque l'évolution du glutathion n'est pas la même dans l'un et l'autre sexe, que, d'autre part, cette évolution du glutathion constitue un des facteurs de la genèse de formations épidermiques variées, ne peut-on pas penser que la différence sexuelle d'évolution des formations épidermiques, dont nous avons noté, plus haut, de nombreux exemples, est précisément en relation avec l'évolution différente que présente le glutathion suivant le sexe ?

Les données expérimentales que nous possédons sur le glutathion et son rôle physiologique sont encore trop insuffisantes pour que nous puissions répondre à cette question et la conception que nous venons d'exposer doit être considérée comme étant encore une simple vue théorique. Nous l'exprimerons sous forme d'hypothèse de travail de la façon suivante : Dans quelle mesure les manifestations diverses d'un développement plus considérable des formations cutanées chez le sexe mâle se trouvent-elles être l'expression de la différence d'évolution du glutathion qui, d'après les données de la sexualisation cytoplasmique, existe entre les sexes ?

---

## CHAPITRE IV

# LES DIFFÉRENCES SEXUELLES PHYSIOLOGIQUES

1. Différences dans la croissance et le développement.
2. Différences dans la nutrition.
3. Étude des Mucorinées.
4. Conclusions.

Les différences physiologiques qui existent entre les sexes peuvent s'exprimer par les différences psychiques bien connues qui dans un certain nombre d'espèces sont tout à fait caractéristiques. Les instincts et les aptitudes ne sont pas les mêmes chez le bélier et chez la brebis, ils diffèrent entre le coq et la poule, les abeilles reines et les faux bourdons . . etc. . .

Parfois le mode de vie est très différent entre les deux sexes; ainsi, chez les taons et les moustiques, les femelles seules sont avides du sang des Mammifères et piquent les animaux; les mâles, au contraire, sucent le suc des fleurs ou ne s'alimentent pas. Une différence aussi profonde entre les sexes est d'ailleurs tout à fait exceptionnelle et, en général, l'alimentation des deux sexes est semblable.

Les différences sexuelles dans la fréquence des pulsations cardiaques de l'homme sont connues depuis longtemps. HÉDON (1926), dans son traité de Physiologie (p. 253) nous donne les courbes de fréquence du pouls pour chaque sexe. Le pouls est plus fréquent chez la femme que chez l'homme. On sait, d'autre part, que le nombre des pulsations d'un individu dépend de sa taille, il semble être en raison inverse de la racine carrée de la longueur du corps. Il résulte de ce fait que la différence physiologique constatée semble être une simple conséquence directe de la différence morphologique entre les sexes.

LOMBARD et COPE (1927) ont étudié les différences sexuelles qui se manifestent dans l'activité cardiaque, soit au point de vue de la durée de la systole, soit au point de vue de la vitesse du

rythme du cœur. La durée de la systole dépend de la position de l'organisme et de la durée de la révolution cardiaque. Si ces deux conditions se trouvent être semblables pour l'homme et la femme, on constate, chez cette dernière, une systole de plus grande durée. Les auteurs pensent que cette différence doit être probablement attribuée à la taille plus faible du cœur chez la femme. Là encore, la différence physiologique est une conséquence de la différence morphologique. Au point de vue du rythme, chez la femme, le cœur bat plus vite et se ralentit moins sous l'influence de la position.

LOER (1910) a étudié l'influence du sexe sur la température du sang chez les Oiseaux. Il n'a pas trouvé entre les sexes une différence fixe et constante. C'est ainsi que chez le Dindon la température rectale est plus élevée chez la femelle tandis que, chez le Faisan, on fait la constatation inverse et, chez l'Oie, il n'y a aucune différence sexuelle. BIERENS DE HAAN (1922), ayant fait l'élevage de jeunes Rats, à température constante, pour pouvoir suivre les modifications de la température du corps de ces animaux, quand les conditions extérieures étaient changées, a constaté que la température du corps de la femelle est un peu plus élevée que celle du mâle. Cette différence s'accroît d'ailleurs quand on modifie sensiblement la température du milieu. GLEY (1928) rappelle que si, d'après CH. RICHTER, l'influence du sexe sur la température est nulle chez l'Homme et chez les Mammifères, il existe des observations sur les Oiseaux, en particulier les Oiseaux de mer, montrant que la température rectale est plus élevée chez la femelle.

Il est possible que le tempérament de l'individu joue un rôle dans les variations de température et en résumé dans les recherches examinées plus haut, aucune différence sexuelle d'un caractère général n'a été établie ni dans les pulsations cardiaques, ni dans la température de l'organisme.

### 1. Différences dans la croissance et le développement

La différence de taille, le plus souvent en faveur du mâle, est un caractère sexuel morphologique assez fréquent. Il serait intéressant de connaître les différences sexuelles physiologiques qui peuvent se manifester dans la vitesse de croissance ou de développement. Nous possédons, à ce sujet, quelques documents.

AMAR (1927) nous donne les courbes de croissances pour les garçons et pour les filles jusqu'à l'âge de 6 ans. Les courbes des poids et les courbes des tailles suivent une marche parallèle dans chacun des deux sexes, mais les valeurs de ces deux grandeurs sont toujours un peu plus élevées dans le sexe mâle. Durant la première année, la croissance est en moyenne de: 1900 grammes chez les garçons; 1450 gr. chez les filles.

KING (1918) dans ses recherches sur le développement des Rats a établi plusieurs courbes de croissances dans des conditions diverses. L'examen de ces courbes montre que, d'une façon générale, l'accroissement en poids est plus rapide chez les mâles que chez les femelles. Les travaux de HAMMET (1923) notent également un accroissement plus rapide chez les Rats mâles. Au contraire, chez les Daphnies d'après VOLTERRA D'ANCONA (1927) les mâles s'accroissent moins et plus lentement que les femelles. Cependant MAC ARTHUR et BAILLIE (1929) ont trouvé que, dans l'espèce *Daphnia magna*, les mâles grandissent plus vite que les femelles et qu'ils atteignent plus rapidement leur maturité sexuelle. Les femelles évoluent moins vite, elles continuent à grandir alors que la croissance des mâles est déjà achevée.

Les différences sexuelles dans les modalités de croissance peuvent parfois ressortir plus nettement en comparant non plus les poids des organismes mais les racines cubiques de ces poids, grandeurs dont les variations se rapprochent davantage des variations linéaires du corps. L'HÉRITIER (1929) a établi les courbes de croissance de la Souris domestique en fonction du temps et de la racine cubique du poids. Le développement est sensiblement le même pour les deux sexes jusqu'au moment du sevrage, mais, à partir de ce moment, les courbes de croissances sont nettement différentes suivant le sexe. Un arrêt de croissance se manifeste chez la femelle du 30<sup>ème</sup> au 45<sup>ème</sup> jour, arrêt qui se traduit par l'existence d'un palier horizontal dans la courbe. Chez le mâle, le palier de croissance n'apparaît qu'au 42<sup>ème</sup> jour, il dure jusqu'au 50<sup>ème</sup>. Aucune interprétation de la signification de ces différences n'a été donnée.

Dans un certain nombre d'espèces de Copépodes la vitesse du développement est différente suivant le sexe considéré. Les mâles sont sexuellement mûrs avant les femelles; au moment de l'accouplement, ils sont plus grands et ont les antennes plus développées



que les femelles. Les Copépodes femelles s'accouplent donc avant la maturité. On serait tenté de voir dans cette possibilité de reproduction à un stade jeune un exemple du phénomène de néoténie dont l'Axolotl, capable de se reproduire dans sa phase larvaire, est l'exemple classique. LABBÉ (1927), dans ses recherches sur l'allélogénèse, considère que, dans le cas des Copépodes, il n'y a pas une néoténie véritable, puisque la croissance et la maturation de la femelle continuent après l'accouplement. Au contraire, pour cet auteur, les inégalités de croissance que l'on constate chez les mâles pygmées des Cirripèdes et des Rotifères ou chez les femelles aptères des Stylops, des Pucerons, des Lampyridés, Drilides, Psychides etc. . . , sont très probablement des phénomènes de néoténie. Si on accepte l'interprétation de LABBÉ, la néoténie constitue un caractère différentiel sexuel pour les types cités.

Il est possible que la différence dans la durée de la vie qui a été constatée chez les Cyclops se trouve en relation avec la différence sexuelle notée dans la vitesse du développement. WALTER (1922) constate l'existence, chez *Cyclops viridis*, de deux catégories d'individus; les uns, formes d'hiver dont la vie est longue, les autres, formes d'été dont la vie est courte; mais quelle que soit la catégorie considérée, les mâles ont toujours une durée de vie plus courte que les femelles:

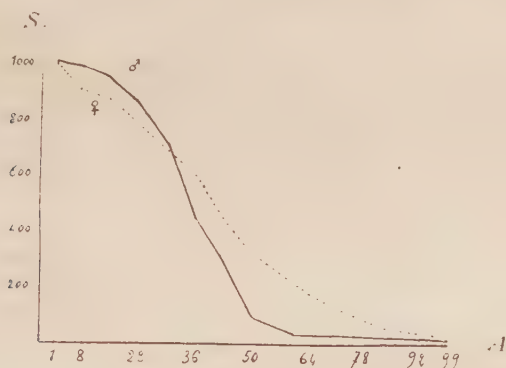
dans les formes d'hiver: 7 mois pour les ♂, 9 mois pour les ♀,

dans les formes d'été: 4 mois pour les ♂, 6 mois pour les ♀.

BLISS (1926), étudiant les caractéristiques de température dans le développement préupal de *Drosophila melanogaster*, montre que les femelles se développent plus vite que les mâles, surtout aux températures élevées. ALPATOV et PEARL (1929) ont fait des élevages de la même espèce à diverses températures; ils ont constaté que les femelles de *Drosophila melanogaster* vivent toujours plus longtemps que les mâles. La différence de la durée de la vie qui existe entre les deux sexes diminue quand la température pendant la vie de l'imago a été plus élevée, la température de la période larvaire n'a pas d'influence. La durée de la vie diminuant lorsque la température, durant la période de la vie de l'imago, a augmenté, la dépense d'énergie semble bien être un facteur important dans le raccourcissement de la vie. Les recherches de MAC ARTHUR et BAILLIE (1929 a, b) ont précisément

montré que la différence de longévité entre les sexes pourraient fort bien être l'expression d'une différence sexuelle dans le métabolisme.

MAC ARTHUR et BAILLIE (1929) ont étudié avec beaucoup de précision la durée de la vie dans l'espèce *Daphnia magna*. En comparant des lots de Daphnies, élevés à la température de 18 degrés, les auteurs établissent les courbes de mortalité pour les mâles et les femelles. Il est facile de voir, par les courbes établies (Fig. I), les différences sexuelles révélées. Pendant les



Explication de la figure I. Différences de longévités entre les sexes de *Daphnia Magna*. Courbes de mortalités des mâles et des femelles à la température de 18<sup>d</sup>. S: nombre des survivants. — A: age exprimé en jours (d'après MAC ARTHUR et BAILLIE).

trois premières semaines les mâles se comportent mieux que les femelles; ensuite, pour le reste de l'évolution, la mortalité des mâles est supérieure à celle des femelles:

à 18<sup>d</sup> la durée moyenne de la vie des mâles est: 38 jours,  $62 \pm 0,22$

à 18<sup>d</sup> la durée moyenne de la vie des femelles est: 44 jours,  $73 \pm 0,45$ .

Ainsi, à 18<sup>d</sup>, l'excès de longévité des femelles est de 15,82 %. Si on fait des élevages à une température plus élevée, la différence de longévité en faveur des femelles s'accroît.

à 28<sup>d</sup> la durée moyenne de la vie de la vie des mâles est: 21 jours, 93,

à 28<sup>d</sup> la durée moyenne de la vie de la vie des femelles est : 29 jours, 24.

A 28 degrés l'excès de longévité des femelles se trouve donc de 33,35 %. Si, maintenant, on étudie les élevages aux températures inférieures, on constate que si les différences sexuelles restent en faveur des femelles, elles s'atténuent à mesure que la température du milieu s'abaisse.

à 10 <sup>d</sup>	la longévité des mâles	est de	85 jours, 93 $\pm$ 3,33
à „ „	„ „ femelles „	89 „	67 $\pm$ 2,07
à 8 <sup>d</sup> „	„ „ mâles „	107 jours, 94 $\pm$ 2,81	
à „ „	„ „ femelles „	108 jours, 41 $\pm$ 3,93	

Ainsi, lorsque la température passe de 28<sup>d</sup> à 8<sup>d</sup>, la durée de la vie chez les Daphnies se trouve augmentée de 423 %, c'est à dire que l'effet de la température sur la longévité se trouve être l'inverse de son effet sur le métabolisme.

Les deux sexes se comportent d'ailleurs différemment et la durée de la vie chez les mâles se trouve allongée de  $\frac{1}{3}$  en plus de l'augmentation qu'elle éprouve chez les femelles, quand on passe de 28<sup>d</sup> à la température de 8<sup>d</sup>. Le sexe masculin est plus sensible que l'autre aux variations de température, quant à sa longévité. Les auteurs ont établi la valeur du coefficient d'action de la température sur la durée de la vie et ils ont constaté que ce coefficient se trouve être, entre les limites de 8<sup>d</sup> à 28<sup>d</sup>, constamment supérieur de 15 % chez les mâles à sa valeur chez les femelles.

La différence de longévité entre les deux sexes a été suivie avec assez de précision et dans des circonstances assez variées pour que nous puissions la considérer comme bien établie pour l'espèce *Daphnia magna*.

MAC ARTHUR et BAILLIE (1929, a, b) font remarquer que cette différence dans la durée de la vie a été trouvée dans d'autres groupes et que chez un grand nombre d'espèces de Nématodes, de Crustacés, d'Insectes, d'Arachnides, de Mollusques, de Poissons, la durée de la vie se trouve être plus courte chez le mâle que chez la femelle. Les travaux de LABITTE (1916), DE GEISER (1924, 1925), DE HOLMES et GOFF (1923) apportent en effet des constatations en accord avec une semblable différence. En ce qui concerne les Daphnies, PAPANICOLAU (1910) avait déjà établi que, pour l'espèce *Moina rectirostris*, les femelles parthénogénétiques vivent en moyenne de 25 à 30 jours, tandis que la durée de la vie des mâles est seulement de 20 à 25 jours. Pour l'espèce *Simo-*

*cephalus retulus*, les femelles parthénogénétiques vivent en moyenne 2 mois et demi, les mâles vivent de 1 mois à 1 mois et demi.

MAC ARTHUR et BAILLIE pensent que la différence dans la longévité en faveur du sexe féminin est un caractère général, cette interprétation semble très probablement juste, mais nous ne pouvons nous prononcer d'une façon définitive car nous n'avons pas encore le moyen d'interpréter les exceptions signalées dans diverses espèces. MAC ARTHUR et BAILLIE ont eu le mérite d'essayer de rattacher cette différence physiologique à un caractère qui semble être un caractère sexuel très général: la différence de métabolisme entre les sexes. Nous étudierons plus loin (chap. X) cette question du métabolisme. Dans l'espèce *Daphnia magna*, les modifications du métabolisme qui se trouvent en rapport, soit avec le sexe, soit avec la température, se présentent d'une façon telle que tout se passe comme si la durée de la vie se trouvait réglée par la vitesse du métabolisme, vitesse qui est, elle même, différente suivant le sexe.

Des différences de développement en rapport avec le sexe ont été constatées chez les Végétaux. LAURENT, J. (1906) note que chez le Peuplier un simple coup d'œil permet de distinguer, à distance, les arbres mâles dont les feuilles, nouvellement sorties des bourgeons, présentent une teinte rougeâtre caractéristique, des arbres femelles, de la même espèce et du même âge, dont les feuilles, épanouies quelques jours avant, ont déjà acquis une belle teinte verte.

Dans la plupart des espèces dioïques, les pieds femelles commencent à fleurir avant les pieds mâles; c'est le cas, à coté du Peuplier cité plus haut, du Chanvre, du Houblon, de l'espèce *Mercurialis perennis* et de diverses espèces de Saules. Toutefois, cette règle n'est pas générale et CORRENS (1928), établissant le pourcentage des pieds en état de floraison pour *Asparagus officinalis*, trouve que les mâles précèdent en général les femelles dans la floraison. Il en est de même pour l'espèce *Carex Davalliana*. Les pieds femelles de *Silene otites* et *Silene Roemeri* sont également en retard sur les pieds mâles pour la floraison (CORRENS 1925). La différence dans la vitesse du développement peut donc se manifester à l'avantage de l'un ou de l'autre sexe, suivant les espèces considérées.

Des différences dans la vitesse de germination des graines ont été constatées par CORRENS (1927) sur *Melandrium*; les graines

qui vont donner les pieds mâles germent plus vite que celles qui vont donner les pieds femelles. Les résultats qu'avait obtenus FISCH (1887) sur la germination du Chanvre montraient aussi que les graines mâles germaient plus rapidement, mais SPRECHER (1913), qui a repris ces expériences sur le Chanvre, ne constate aucune différence importante entre les sexes quant à la vitesse de germination. GILLOT (1924), à propos de la germination de la Mercuriale, attire l'attention des auteurs sur les difficultés que présentent les expériences analogues et sur ce qu'il appelle les «caprices de la levée».

Un petit nombre d'observations ont été faites, chez les Végétaux, au sujet des rapports entre la durée de la vie et la nature du sexe. SPRECHER (1913) a constaté que, chez le Chanvre, les pieds mâles ont terminé leur développement avant la floraison, alors que les pieds femelles poursuivent leur développement après cette phase. SOUVILLE (1925) note, qu'au contraire, dans la Mercuriale, la plante mâle, quoiqu'étant en fleurs, continue à croître, à donner de nouvelles ramifications. Le développement des femelles, s'il est au début moins rapide que celui des mâles, se poursuit pendant une durée plus longue. Mais, chez le Chanvre comme chez la Mercuriale, les pieds mâles offrent des caractères de vieillesse bien avant les pieds femelles. La durée de la vie des premiers serait normalement plus courte que celle des seconds.

La constatation que nous venons de faire se trouve en accord avec la conception de MAC ARTHUR et BAILLIE, exposée plus haut, sur le caractère général de la différence de longévité en faveur du sexe femelle. L'étude approfondie de cette question, en ce qui concerne le règne végétal, ne semble pas devoir présenter des difficultés insurmontables; elle serait cependant d'un grand intérêt.

## 2. Différences dans la nutrition

Nous avons noté, plus haut, comme un fait exceptionnel, le cas des femelles de moustiques dont la nourriture diffère totalement de celle des mâles. En général, en effet, les conditions d'alimentation des deux sexes paraissent tout à fait semblables, les besoins alimentaires sont les mêmes. Dans l'établissement de la ration alimentaire de l'homme, on tiendra compte du travail de l'individu, de ses besoins énergétiques ou de ses besoins de



croissance, sans se préoccuper de son sexe. Dans la plupart des organismes, les divers représentants d'une espèce recherchent la même nourriture; il n'est cependant pas prouvé que les besoins alimentaires soient rigoureusement identiques pour l'un et l'autre sexe.

Chaque individu trouve dans la ration normale les aliments dont il a besoin pour son développement et même si ces besoins diffèrent d'un individu à l'autre, les conditions normales ne feront, en général, pas apparaître ces différences. Mais si nous plaçons l'organisme animal ou végétal dans des conditions anormales au point de vue de sa ration alimentaire, soit parceque nous diminuons la quantité d'aliments, soit parceque nous modifions la composition moyenne de la ration, tantôt par excès, tantôt par défaut, la réaction de l'organisme à ces conditions nouvelles, anormales, pourra faire apparaître des besoins ou des sensibilités particulières que nous ne pouvions pas soupçonner. Parmi les individus d'une même espèce, placés ainsi dans des conditions de nutrition anormales, nous pourrions peut-être noter une différence de comportement en relation avec le sexe.

D'autre part, la nutrition des cellules d'un organisme ne dépend pas seulement de la ration alimentaire, elle est en relation avec de multiples fonctions. Qu'arrive-t-il, pour l'un et l'autre sexe, lorsque nous introduisons une perturbation dans le mécanisme de l'une de ces fonctions? Il existe divers travaux dans lesquels les auteurs ont pu noter les différences physiologiques sexuelles qui apparaissent ainsi dans les conditions anormales.

HOUSSAY (1907) a fait l'étude des variations expérimentales éprouvées par six générations de Poules nourries avec une alimentation carnivore. Le foie et le rein éprouvent des modifications. Il y a croissance jusqu'à la 3<sup>e</sup> génération et ensuite il y a régression. Les femelles résistent mieux que les mâles à l'intoxication. Un dimorphisme sexuel se manifeste dans la longueur du tube digestif et dans la variation du nombre des globules sanguins. Les courbes établies pour les mâles sont très différentes de celles établies pour les femelles. Le dimorphisme sexuel est fortement atteint dans les instincts, il ne semble pas être modifié dans les caractères sexuels secondaires, crête, ergot, plumage. HOUSSAY considère que les diverses modifications éprouvées constituent une adaptation du type granivore au type carnivore. Dans cette adaptation les deux sexes ne se comporteraient pas de la même façon.

ROQUES (1911) a étudié l'influence du régime alimentaire chez un Insecte, *Limnophilus flavicornis*. Il a soumis trois lots de larves à des régimes différents: 1<sup>o</sup> chair de grenouille, 2<sup>o</sup> feuilles sèches, 3<sup>o</sup> plantes vertes. A tous les points de vue; croissance, précocité, nombre et durée des nymphoses, poids des larves et des adultes, le lot carnivore s'est trouvé le plus favorisé. Le pourcentage des mâles et des femelles était le même au début de l'expérience, le régime carnivore aboutit à une supériorité du nombre des mâles en favorisant la survivance de ce sexe.

HEWER (1914) a étudié l'effet de l'alimentation à base de thymus sur l'activité des organes reproducteurs du Rat. Le sexe mâle est beaucoup plus susceptible que le sexe femelle à cette alimentation anormale. D'après les expériences de ABDERHALDEN et WERTHEIMER (1927), les Souris femelles sont plus résistantes que les mâles à l'intoxication alcoolique. MILLER (1926) note que, pour obtenir une croissance normale, la ration quotidienne de potassium d'un Rat doit être, au minimum, de 15 milligrammes pour le mâle et de 8 milligrammes pour la femelle.

ADDIS, MAC KAY E. M. et MAC KAY L. L. (1926) soumettent des Rats à des régimes contenant un excès de protéines ou un excès de cystine. Parmi les résultats obtenus par ces auteurs, nous notons que si l'examen de l'urine et du sang ne révèlent aucune anomalie rénale dans le régime riche en protéine, l'excrétion des protéines dépasse cependant la normale; elle est, d'une façon générale, plus forte chez les mâles que chez les femelles. Ainsi, en présence de conditions d'alimentation anormales, la réaction de l'organisme diffère suivant le sexe.

HARTWELL (1925) nourrit des lots de Rats avec des rations qui diffèrent quant à la nature des albuminoïdes. Les mâles sont beaucoup plus sensibles que les femelles à la qualité des protéines, leur croissance normale s'effectue avec des rations à base de farine et gluten mais non avec des rations où la gélatine remplace le gluten. La croissance des femelles est au contraire assurée par l'une ou l'autre de ces substances.

SLONAKER et CARL (1923, a) soumettent des Rats albinos à une alimentation restreinte, la durée de la vie de ces animaux se trouve raccourcie. La diminution de poids éprouvée n'est pas la même dans chaque sexe. Elle est de:

35 % chez les mâles et 28 % chez les femelles.

Une différence du même ordre se retrouve dans la progéniture. Les petits des animaux soumis à la diète ont un poids inférieur à la normale. Cette infériorité est de :

18 % chez les mâles et 14,5 % chez les femelles.

Dans les conditions particulières de diète, réalisées par ces expériences, le sexe mâle s'est montré plus sensible que le sexe femelle.

KOPEC (1921) a étudié l'influence de l'inanition sur le développement et la durée de la vie des Insectes, puis, en 1922, les répercussions de l'inanition sur la descendance. Les expériences ont été faites sur les chenilles du papillon *Lymantria dispar* qui étaient soumises, tous les deux jours, à une inanition totale durant un ou deux jours. Dans ces conditions, il y a une prolongation de la vie de la chenille qui est en moyenne de 52,7 % pour les mâles et de 61,5 % pour les femelles. La période de chrysalide est au contraire diminuée. Cette diminution est de 31 % pour les mâles, elle est de 44,5 % pour les femelles. Il n'y a pas d'influence sur la durée de la vie de l'Insecte adulte. D'une façon générale, en variant les conditions d'inanition, on trouve que les femelles sont plus sensibles que les mâles. C'est le résultat inverse de celui que nous avons signalé plus haut pour les Rats.

Pour étudier l'action de l'inanition sur la progéniture, KOPEC fait deux sortes de croisements : union de mâles normaux avec des femelles provenant de chenilles soumises à l'inanition l'année précédente, 2<sup>e</sup> union de femelles normales avec des mâles provenant de chenilles inanitiées.

Les descendants de la première catégorie de croisements ont un poids normal et le taux de mortalité des chenilles ou chrysalides n'a pas changé ; tandis qu'au contraire, dans les descendants de la deuxième catégorie (mâles inanitiés) le poids a diminué et la mortalité est supérieure à la normale. Les résultats de l'action d'une alimentation insuffisante sur la descendance sont donc très différents suivant que l'inanition a porté sur l'un ou l'autre sexe.

Qu'arrive t-il lorsque la ration alimentaire est insuffisante en vitamine ? La question des rapports entre l'état d'avitaminose B et la sexualité sera longuement traitée après l'étude de la sexualisation cytoplasmique (Chap. IX), notons simplement ici que, d'après HARTWELL (1925), le rat mâle exige plus de vitamine B que le rat femelle pour réaliser une croissance normale.

SIMONNET (1925) a étudié l'influence de la carence en facteur liposoluble A sur la croissance. Il y a une très grande différence suivant le sexe. En l'absence de vitamine A, le développement de la femelle est arrêté d'une façon beaucoup plus précoce que celui du mâle. Des expériences d'ovariotomie mettent en évidence la diminution de la sensibilité de la femelle après la suppression de la glande sexuelle. D'autre part, si la reprise de croissance du mâle est toujours possible par adjonction de vitamine A à la ration alimentaire, il n'en est pas de même chez la femelle, après une certaine période, cette reprise de croissance devient impossible chez elle.

Ainsi, pour des organismes animaux assez divers nous avons pu noter que les deux sexes, dans une espèce, ne réagissent pas de la même façon sous l'influence de certaines perturbations dans la composition de la ration alimentaire. En est il de même chez l'homme ?

L'Assistance publique de la ville de Paris envoie, chaque année, à Forges les Bains, quelques centaines d'enfants débiles de 4 à 14 ans. Ces enfants, après un séjour de quelques mois et grâce à un régime alimentaire convenable, arrivent fréquemment à acquérir un poids normal. CAMESCASSE (1923) décrit les heureux effets obtenus, depuis 1920, par l'adjonction, au régime alimentaire de ces enfants débiles, d'une petite quantité de manganèse (7<sup>eg</sup>. de bioxyde de manganèse par jour, pendant 15 jours). Les courbes de variations de poids, établies pour chaque enfant pendant la durée de son séjour, montrent que le bénéfice du régime au manganèse n'est pas le même pour les deux sexes. Le rendement en poids des filles, même en ne tenant pas compte des prépubères, est supérieur au rendement en poids des garçons. D'autre part, sur dix filles traitées, huit ou neuf prennent un tel bénéfice du régime au manganèse qu'elles ont acquis un poids normal, après 4 ou 5 mois de séjour; tandis que sur dix garçons, il n'y a pas toujours cinq succès. En présence de ce résultat, inattendu pour lui, l'auteur nous dit: « nous sommes en présence d'un problème bien troublant: en quoi la formule chimique d'un garçon diffère-t-elle de la formule chimique d'une fille ? »

Il est certain que la différence physiologique notée par CAMESCASSE est bien une manifestation de la différence de chimisme qui existe entre les sexes et, étant donné l'âge des enfants, elle ne paraît pas pouvoir s'expliquer simplement par la différence



de métabolisme qu'introduit dans l'organisme la présence d'une glande sexuelle mâle ou femelle.

Qu'arrive-t-il si on introduit une perturbation dans la physiologie d'un organisme par la suppression d'une sécrétion interne autre que celle des glandes génitales. Les deux sexes réagissent ils de la même façon ?

HAMMET (1923—1926) a fait une série de recherches sur la thyroïde et la parathyroïde. Il fait l'ablation de la thyroïde chez le Rat blanc, la croissance de l'animal est retardée aussi bien pour le développement en longueur (longueur du corps et de la queue) que pour le poids. Le retard dans la croissance est d'autant plus accentué que l'opération est pratiquée plus tardivement. Mais, à partir de l'âge de 65 jours, l'accroissement du retard, négligeable chez les mâles, continue au contraire à s'accroître chez les femelles.

Si la thyroïdectomie est effectuée chez le Rat âgé de 100 jours, le retard de croissance obtenu est plus marqué chez la femelle que chez le mâle. La parathyroïdectomie provoque un retard de croissance plus faible que celui qui est causé par l'ablation de la thyroïde, mais ce retard est plus important chez le mâle. Les modifications apportées par l'une ou l'autre des opérations dans la composition du sérum sanguin ne sont pas très différentes suivant le sexe.

La répercussion que provoque l'ablation de la thyroïde sur le développement des divers organes n'est pas la même suivant le sexe: chez la femelle, la croissance de l'hypophyse est retardée; elle est accélérée chez le mâle. Les capsules surrénales, le pancréas, le thymus régressent beaucoup; le cœur, le foie, le rein et la rate diminuent un peu moins. Mais, pour chacun de ces organes, la régression constatée est toujours plus nette chez la femelle; en outre, chez elle, l'œil est légèrement affecté, tandis qu'il n'est pas touché dans le sexe mâle.

L'œil des Vertébrés est un organe particulièrement sensible aux perturbations les plus diverses du fonctionnement de l'organisme. Des toxiques divers, d'origine animale, végétale ou minérale, les maladies de la nutrition, les états de carence peuvent avoir une influence rapide sur le comportement de cet organe et le frapper dans ses éléments anatomiques. Nous avons donc là un réactif particulièrement précieux pour traduire les perturbations physiologiques.



Dans les expériences de HAMMET, la réaction de l'œil est un des nombreux indices de la plus grande influence qu'exerce l'ablation de la glande thyroïde sur l'organisme femelle, mais cet organe peut aussi, dans d'autres cas, marquer la plus grande sensibilité de l'organisme mâle.

MERCIER (1928) traite des Souris albinos, provenant d'une lignée n'ayant ni lésion oculaire ni tumeur cancéreuse, par des injections intrapéritonéales de goudron de houille. Il constate l'apparition, à la troisième génération, d'accidents oculaires, en particulier, de cas de cataractes congénitales. Or, ces malformations se présentent uniquement chez les mâles, qui d'ailleurs sont inféconds. La perturbation apportée dans le fonctionnement de l'organisme affecte donc ici plus fortement le sexe mâle que le sexe femelle. Continuant ses recherches sur cette question, MERCIER (1929) signale un nouveau cas de lésion oculaire chez un mâle mais il note, en outre, l'apparition de tumeurs du poumon chez les femelles. Les dystrophies oculaires apparaissent toujours chez les mâles et les tumeurs chez les femelles. Il y a là une preuve très nette des réactions physiologiques différentes que manifestent l'un ou l'autre sexe en présence de la même perturbation provoquée expérimentalement.

La suppression de la rate entraîne des modifications dans le métabolisme; elle détermine une anémie caractérisée par la diminution du nombre des globules rouges et l'amoindrissement de leur teneur en hémoglobine. Or, parmi les résultats constatés par OHUYE (1927) chez les Urodèles (*Diemyctylus pyrrhogaster*) ayant subi une splénectomie totale, on peut noter une différence sexuelle. Les femelles opérées ont un accroissement relatif du foie par rapport aux témoins. Chez les mâles, au contraire, il y a une diminution relative de cet organe.

COUSIN (1929), faisant l'élevage de *Lucilia sericata* pour rechercher les conditions physiologiques de la diapause chez les Insectes, constate que si la quantité de vapeur d'eau mise à la disposition des adultes est insuffisante, les mâles restent sains tandis que les femelles présentent une profonde altération des ailes. Ces organes sont déchiquetés entre les nervures, parfois réduits à un moignon de 1<sup>mm</sup> ou même totalement absents. Cette altération des ailes chez les femelles est évidemment la manifestation extérieure d'un trouble physiologique profond. L'orga-

nisme femelle chez *Lucilia sericata* est plus sensible que l'organisme mâle à la déshydratation des tissus.

RATHERY, KOURILSKY et GIBERT (1928), étudiant l'action de l'hormone ovarienne sur la glycémie du chien, nous montrent que l'hyperglycémie provoquée est, d'une façon générale, atténuée par la folliculine chez le Chien tandisqu'elle est exagérée chez la Chienne, soit dans son amplitude, soit dans sa durée.

Il est logique d'essayer de rattacher les différences physiologiques entre les sexes à la présence ou au développement des glandes sexuelles. Parmi les exemples étudiés plus haut et quelques autres résultats, nous pourrons, dans quelques cas, imaginer une corrélation entre les glandes génitales et les différences sexuelles physiologiques.

La plus grande sensibilité à la privation d'eau que manifeste la femelle de *Lucilia sericata* semble bien pouvoir se rattacher aux besoins de l'organisme, lors de la maturation des œufs. Les effets de la thyroïdectomie et de la parathyroïdectomie entraînant une régression de l'ovaire alors que la croissance des organes mâles est peu effectuée (HAMMET, 1923, b) nous paraissent se rattacher à la sensibilité générale plus grande de l'organisme femelle dans les expériences de suppression des glandes étudiées. LIPSCHÜTZ (1917) estime que les expériences de castration et de greffe démontrent que la plus forte température constatée parfois chez les femelles est sous la dépendance des ovaires. PHISALIX (1903) nous montre les corrélations fonctionnelles qui existent entre les glandes à venin et l'ovaire chez le Crapaud. A l'époque du frai le Crapaud mâle a des glandes à venin remplies par leur produit de sécrétion blanc jaunâtre tandisque chez la femelle les glandes sont presque toutes vides. Pour l'auteur les poisons fabriqués par les glandes passent dans le sang par le mécanisme de la sécrétion interne et, à l'époque où l'ovaire entre en activité, ils se fixent sur les cellules germinatives pour contribuer à la formation et au développement des œufs.

Pour les autres cas, que nous avons étudiés plus haut, nous ne voyons pas les corrélations qui peuvent exister entre les glandes génitales et les différences observées. Il semble d'ailleurs que, même si nos connaissances sur la répercussion du développement des organes sexuels dans la physiologie de l'organisme se trouvaient plus complètes, elles ne permettraient probablement pas de

résoudre le problème et qu'elles ne nous apporteraient pas l'explication définitive des différences sexuelles physiologiques notées.

Le développement des cellules sexuelles manifeste, en effet, parfois, dans diverses conditions, une certaine indépendance vis à vis du développement de l'organisme lui même. Cette indépendance est particulièrement bien mise en lumière par les travaux sur les vitamines.

Les recherches faites au cours de ces dix dernières années ont démontré l'existence d'une substance liposoluble nécessaire à la reproduction. Cette substance qui existe dans le germe de blé, la laitue, le chou etc. . . ., n'existe pas la levure. Elle a été appelée substance X par EVANS et BISHOP (1922, 1923), et SURE (1924) l'a décrite sous le nom de vitamine E. Les travaux de ces auteurs et ceux de MASON (1926), de EVANS (1928), arrivent à des résultats concordants. L'absence de cette vitamine E dans l'alimentation des Mammifères provoque les troubles suivants:

Chez les mâles il y a une dégénérescence testiculaire avec prolifération de tissu interstitiel, agglutination et destruction de spermatozoïdes. L'épithélium séminal disparaît à un degré tel qu'il devient impossible de rétablir l'intégrité de l'organe en donnant, à nouveau, un régime riche en vitamine E. Chez les femelles, au contraire, l'ovulation est normale, l'accouplement est possible, la fécondation de l'ovule s'effectue convenablement. Toutefois, la nutrition du fœtus par la femelle est impossible si l'avitominose a été assez prolongée; l'implantation de l'œuf se réalise mais l'embryon meurt assez vite et il est résorbé.

Les conditions particulières de nutrition en l'absence de vitamine E font donc apparaître une différence physiologique profonde entre les besoins des cellules germinales de l'un et de l'autre sexe, alors qu'elles ne montrent aucune différence sensible entre les organismes, quelque soit leur sexe. L'étude de l'avitominose B (chap. IX) nous montrera des faits analogues.

SCHAEFFER, FONTÈS, LE BRETON, OBERLING, et THIVOLLE (1928) ont étudié, au point de vue de l'hygiène alimentaire, les effets des levains à base d'aluminium. Les conclusions pratiques de ces auteurs, au point de vue du pouvoir toxique de l'aluminium dans l'alimentation de l'homme et des conséquences qui en résultent pour l'hygiène alimentaire sont contestées par Mc. COLLUM, RASK et BECKER (1929), mais les résultats obtenus sur les Rats, par l'introduction de doses assez fortes d'aluminium, dans la

ration alimentaire ne sont pas mis en doute. Or, ces résultats, qui seuls nous intéressent ici, sont les suivants: L'effet le plus caractéristique des régimes à base d'aluminium est une action élective sur la glande génitale femelle. Cet effet s'observe déjà après quatre mois de régime. Il consiste en une atrophie de l'ovaire avec atrésie folliculaire considérable. Ces lésions entraînent chez les femelles une réduction de la fécondité, déjà très nette après la durée du régime indiquée. Dans les séries témoins, ne consommant pas de sels d'aluminium, on ne trouve jamais trace de cette action, elle est donc spécifique.

Chez les mâles soumis à des régimes identiques, la glande génitale est intacte; elle est toujours le siège d'une spermatogénèse active.

FERREIRA de MIRA (1927) étudie les effets de l'alimentation surrénalisée sur les Souris. Il constate, par comparaison avec les élevages témoins, que, dans les générations de Souris surrénalisées par une alimentation à base de surrénale fraîche de mouton, il y a une hypertrophie testiculaire marquée, alors qu'aucune action ne se manifeste sur les ovaires.

Pour RADOSSAVLYÉVITCH et KOSTITCH (1929) il existe entre la rate et la glande génitale femelle une corrélation hormonale, la rate exerçant une action frénatrice vis à vis de l'ovaire. KOSTITCH et TÉLÉBAKOVITCH (1929) trouvent, d'autre part, que la splénectomie chez les Souris blanches mâles ne provoque pas l'atrophie des testicules.

Nous avons noté, plus haut, que le défaut de facteur liposoluble A est plus préjudiciable à la croissance de la femelle qu'à celle du mâle, chez le Rat. Or, si on envisage les fonctions de reproduction, on constate le phénomène inverse. SIMONNET (1925) nous montre que chez les mâles soumis à un régime faiblement carencé et dont le développement corporel est normal, le testicule est frappé dans son développement; il y a arrêt de la spermatogénèse, les animaux sont stériles. Au contraire, les femelles, placées dans les mêmes conditions sont retardées dans leur développement mais elles restent fécondes.

Les diverses recherches que nous venons d'étudier nous montrent bien toute la complexité du problème des différences physiologiques sexuelles. Les différences peuvent se manifester non seulement par le comportement général de l'organisme, qui diffère suivant le sexe, mais aussi par la sensibilité particulière



de certains tissus, sensibilité qui n'est pas toujours la même dans le sexe mâle et dans le sexe femelle.

La présence des cellules germinales ne permet pas toujours d'expliquer les différences constatées. Parfois, d'ailleurs, il se manifeste une véritable dissociation entre les cellules germinales et le reste de l'organisme au point de vue des réactions aux conditions de nutrition.

Il apparaît, ainsi, que certaines différences sexuelles pourraient être relativement indépendantes des cellules germinales. Ces différences seraient alors proprement somatiques. Nous sommes ainsi amenés à concevoir la possibilité de l'existence de véritables caractères sexuels du soma. La notion de sexualisation somatique qui se dégage des études que nous venons de faire se trouvera confirmée et précisée dans divers autres chapitres de cet ouvrage.

Une différence physiologique qui pourrait avoir un caractère général a été mise en évidence récemment par les recherches de REMOTTI (1928). Ces recherches portent sur la biologie sexuelle d'un Poisson *Gambusia holbrooki*. L'auteur, rapprochant les résultats obtenus par RUSSO, sur le métabolisme des graisses en rapport avec la sexualité, des résultats de JOYET-LAVERGNE sur les différences des pouvoirs d'oxydation liées au sexe, montre l'importance considérable que doit présenter l'étude des caractères sexuels biochimiques pour la compréhension des phénomènes de la sexualité. C'est donc à un point de vue biochimique que REMOTTI a envisagé ses recherches sur la biologie sexuelle; à ce titre, les résultats obtenus dans cette étude nous intéressent d'une façon toute particulière.

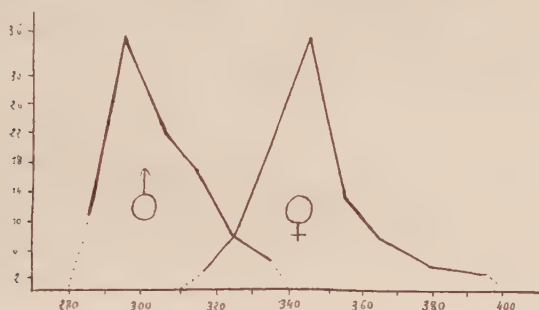
L'auteur a évalué l'état d'hydratation des tissus chez le mâle et chez la femelle du *Gambusia holbrooki* en mesurant la teneur en eau, pour 100 de substance sèche. L'expression des pourcentages en eau ainsi évalués se trouve figurée par deux courbes de fréquence qui sont très nettement décalées, l'une par rapport à l'autre (Fig. II).

L'examen des résultats obtenus montre que l'hydratation des tissus est plus élevée chez la femelle que chez le mâle. Cette différence se trouve indépendante des conditions physiologiques et des conditions de milieu. Elle peut-être considérée comme un véritable caractère sexuel. Etant donné l'importance de l'eau pour les échanges des tissus, l'auteur considère que le caractère



sexuel ainsi mis en évidence a une importance fondamentale et qu'il doit se trouver à la base de toutes les différences physiologiques qui existent entre les sexes.

REMOTTI remarque alors que les résultats qu'il vient d'obtenir semblent s'opposer à ceux de JOYET-LAVERGNE qui a montré la plus grande capacité du pouvoir d'oxydation pour les cellules



Explication de la figure II. Courbes de fréquences des pourcentages en eau dans le mâle et la femelle de *Gambusia holbrooki*. Evaluations sur 100 de substance sèche (d'après REMOTTI).

polarisées vers le sexe masculin. En effet, une plus grande capacité d'oxydation signifie une activité fonctionnelle des tissus plus élevée, or, divers auteurs et en particulier MAYER et PLANTEFOL (1924, 1925) ont montré que l'activité respiratoire augmente avec la teneur en eau des tissus. Les tissus femelles étant plus hydratés devraient donc avoir, contrairement à ce qui a été constaté, une capacité d'oxydation plus élevée. REMOTTI estime que la contradiction signalée est seulement apparente car on ne peut pas considérer toute l'eau contenue dans les tissus d'un organisme comme ayant la même signification.

Les recherches physiologiques et pharmacologiques ont introduit la notion du protoplasma actif dont il y a lieu de tenir compte pour l'interprétation judicieuse des faits indiqués plus haut. L'eau paraplasmatique contenue dans les inclusions, dans les intervalles intercellulaires ou les lacunes des tissus a une signification biologique particulière, très différente de celle de l'eau qui entre dans la constitution intime du protoplasma. REMOTTI cherche à préciser le rôle de cette eau paraplasmatique. Il montre

son importance dans la réalisation rapide de la pression osmotique, dans l'équilibre des ions et la conservation de la structure colloïdale, dans la constance du pH et dans l'utilisation des réserves.

L'existence d'une plus grande masse d'eau paraplasmatique, plus largement répandue dans les tissus femelles, imprime évidemment à ces tissus une qualité physiologique sexuelle de premier ordre. L'auteur cherche alors à préciser quel est le rôle de cet excès d'eau dans les tissus pour la biologie particulière de la femelle du *Gambusia holbrooki*. Il montre que, grâce à cette abondance d'eau paraplasmatique, le phénomène de symbiose entre la mère et les petits se réalise aisément, les phénomènes d'excrétion se trouvant largement augmentés. La viviparité de l'espèce étudiée se trouve ainsi heureusement facilitée par la grande richesse en eau des tissus de l'organisme femelle.

Il serait très intéressant de savoir si le caractère décrit par REMOTTI peut se retrouver dans des espèces très différentes. Si ce fait était constaté, il y aurait là un caractère physiologique sexuel de grande importance, l'auteur ayant pris soin de nous montrer le rôle considérable que joue l'eau paraplasmatique dans les diverses manifestations physicochimiques de la vie des tissus.

### 3. Etude des Mucorinées

Le problème des différences physiologiques sexuelles chez les êtres supérieurs se trouve être particulièrement complexe par suite de la différenciation des tissus, l'étude des organismes inférieurs nous permettra d'aborder la question dans un cas relativement plus simple. Cette étude a été faite avec précision dans les Champignons du groupe des Mucorinées.

Les importantes découvertes de BLAKESLEE (1905 à 1927) sur la sexualité des Mucorinées ont mis en évidence l'existence de différences physiologiques permettant d'attribuer, dans une espèce de Mucorinée hétérothallique, à un thalle, le sexe (+), à l'autre thalle, le sexe (—), alors qu'aucune différence morphologique ne permet de distinguer l'un et l'autre sexe. Nous verrons, dans un autre chapitre, les raisons pour lesquelles on doit considérer le sexe (+) comme le sexe femelle et le sexe (—) comme le sexe mâle.

Divers auteurs ont cherché à mettre en évidence les différences physiologiques qui existent entre les sexes (+) et (—) en faisant varier les conditions de nutrition des Mucorinées. Il est bien évident que les résultats obtenus par ces méthodes ne peu-

vent avoir de valeur que si, conformément à l'opinion de BLAKESLEE, les facteurs externes ne déterminent pas la sexualité des Mucorinées. Or, par des modifications très profondes dans la composition du milieu, KORPATCHEWSKA (1910) n'arrive pas à changer le sexe de ses cultures.

Les recherches récentes de BLAKESLEE, CARTLEDGE, WELCH et BERGUER (1927), celles de BLAKESLEE et CARTLEDGE (1927) confirment ces conclusions. Ces auteurs montrent, en effet, que chez les Mucorinées hétérothalliques, il n'y a pas de degrés intermédiaires de sexualité comme ceux qu'on rencontre fréquemment chez les plantes supérieures. Les essais effectués sur une trentaine d'espèces et avec plus de 2000 races de Champignons démontrent la stabilité du sexe des Mucorinées hétérothalliques. La sexualité de ces organismes dépend de leur constitution interne, elle n'est pas déterminée par le milieu. Les faits observés par les auteurs dans les cultures en milieux nutritifs variés expriment donc bien des différences physiologiques entre les sexes. Parmi ces différences, nous allons trouver, comme chez les organismes supérieurs, des constatations relatives à la croissance et d'autres qui concernent le mode de nutrition.

SCHOPFER (1928. b) a établi les courbes de croissance du champignon *Mucor hiemalis* dans le milieu Coon-agar concentré, en faisant varier la concentration du milieu, soit dans sa teneur en sucre maltose, soit dans sa teneur en asparagine et en maintenant les conditions de culture rigoureusement semblables pour les deux sexes. Les courbes établies pour les diverses proportions de maltose expriment une vitesse de croissance plus forte pour le sexe (+). Il en est de même dans la série à l'asparagine, mais les différences sexuelles de croissance sont ici moins nettes.

KORPATCHEWSKA (1910) fait varier les conditions de nutrition de ses cultures, soit par des changements du milieu nutritif, soit par des variations de température. Les deux sexes se comportent différemment vis à vis des sucres.

Dans l'espèce *Mucor hiemalis* cultivée en milieu Raulin acide avec maltose, le sexe (+) se développe normalement et forme parfois des sporanges, tandis que le sexe (—) reste au fond du liquide. Ces différences d'absorption se maintiennent aux diverses températures, le sexe (+) reste plus vigoureux que le sexe (—). Sur le milieu Raulin saccharose, la température maxima compa-

tible avec le développement de la forme (+) est de 31 degrés, elle est de 29 degrés seulement pour le sexe (—).

Quand on cultive à 28 degrés l'espèce *Absidia glauca* sur un milieu Raulin saccharose, on constate que le sexe (+) forme des sporanges plus nombreux que ceux donnés par le sexe (—).

BRESLAUER (1912) a confirmé les résultats exprimés plus haut concernant les cultures sur maltose. LINDNER (1916) trouve, au contraire, que le sexe (—) assimile mieux les divers sucres: glucose, maltose, fructose, saccharose.

SCHOPFER (1928, b), qui a fait une étude précise et approfondie de la question, pense que le désaccord qui règne, sur certains points, entre les auteurs est dû aux difficultés de comparaison entre les souches utilisées: «des différences sexuelles peuvent très bien s'atténuer et disparaître avec certaines conditions de milieu» (p. 155). SCHOPFER a repris l'étude des différences de *Mucor hiemalis*, cultivé sur maltose, mais au lieu de peser le mycélium, il recherche la quantité de substance absorbée par chaque sexe durant son développement. Il mesure, par une disposition technique ingénieuse, l'appauvrissement graduel du milieu. D'une manière générale, le milieu du sexe (—) s'appauvrit moins que celui du sexe (+). Vers la fin du développement, les différences s'atténuent; elles sont à leur maximum au 20<sup>e</sup> jour. La courbe obtenue affecte une forme en S analogue à celle des courbes de croissance.

Les différences observées entre les sexes sont-elles dues à une vitesse différente dans la germination des spores? Si les spores (+) germaient plus rapidement, la masse du mycélium (+) se trouverait dès le début plus élevée que celle du mycélium (—), ce fait suffirait à expliquer l'absorption plus forte du sexe (+). Le développement inégal des deux mycéliums peut aussi être attribué à une différence dans le pouvoir d'absorption des substances. De toutes façons, les faits constatés, quelle que soit l'interprétation qu'on leur donne, révèlent une différence physiologique nette entre les sexes.

Il est possible de faire apparaître des différences morphologiques entre les sexes, avec des milieux divers: moût gélatinisé, pain, carotte. Sur maltose-agar, le mycélium souterrain du sexe (+) est jaune vif par suite de la présence de graisse et carotène; le mycélium du sexe (—) est à peine jaunâtre.

SCHOPFER a en outre étudié l'action des toxiques sur les deux sexes de *Mucor hiemalis*. Il montre que l'action du sulfate de cuivre entraîne un développement plus vigoureux pour le sexe (—) que pour le sexe (+). Au quarantième jour de la culture, les dimensions sont nettement différentes pour les deux sexes. Le mycélium (+) est formé de petites sphères, tandis que le mycélium (—) présente des amas volumineux très floconneux. Les différences en poids données par les diverses cultures sont assez grandes suivant le sexe. Elles sont, dans certains cas, deux fois plus élevées pour le sexe (—). Si on considère, au contraire, les séries témoins sans sulfate, les différences de poids entre les mycéliums y sont faibles et, quand elles existent, elles sont en faveur du sexe (+).

Quelles sont les raisons profondes de ces différences sexuelles ? Existe-t-il une différence de perméabilité pour le sulfate ou des différences de constitution chimique entre les deux sexes ? SCHOPFER accepte cette dernière interprétation.

Si maintenant on combine l'action du sulfate de cuivre aux variations du milieu, on constate bien, qu'avec des doses variables dans la teneur en azote du milieu, l'augmentation de poids est plus forte pour le mycélium (—) que pour le mycélium (+), sauf cependant pour la teneur 25 % d'azote. Mais, si on fait varier la teneur en sucre du milieu, on ne retrouve plus aucune différence sexuelle nette; c'est tantôt un sexe, tantôt l'autre, qui prend la prédominance. Ainsi, le comportement différent des deux sexes vis à vis du sulfate de cuivre ne se retrouvera pas forcément dans tous les milieux. Il est net dans le milieu de Coon normal avec des concentrations faibles des substances nutritives asparagine et maltose.

#### 4. Conclusions

Les différences physiologiques en rapport avec le sexe existent dans les groupes les plus divers, des Champignons aux Mammifères, elles expriment donc une manifestation très générale de la sexualité.

Ces différences peuvent exister à l'état potentiel et les conditions expérimentales sont susceptibles de nous les révéler. Le champ des recherches à effectuer dans cette voie se trouve être en quelque sorte illimité. Les résultats obtenus dans ces travaux seront d'autant plus importants qu'ils permettront mieux de



saisir la généralité des phénomènes et d'en comprendre plus clairement la signification.

Peut on déjà, à la lumière des résultats exposés ci dessus, imaginer les directions de recherches qui semblent devoir être fructueuses ? Nous ne pouvons dégager de ces résultats que des caractères généraux.

Il existe des différences physiologiques qui sont en rapport avec la genèse des éléments sexuels, mais nous avons vu que tous les caractères physiologiques sexuels ne peuvent être considérés comme l'expression du développement des organes génitaux. En d'autres termes, ce n'est pas seulement parceque l'organisme mâle est générateur de spermatozoïdes et l'organisme femelle générateur d'ovules qu'il existe des différences physiologiques entre le mâle et la femelle de la même espèce.

Il y a, même chez les organismes supérieurs, des différences physiologiques sexuelles dont l'indépendance vis à vis des éléments génitaux est telle que l'existence de ces différences nous a amené à introduire la notion de sexualisation somatique pour marquer que les cellules du soma pouvaient, par leurs caractères physiologiques, traduire l'empreinte de la sexualité. D'autre part, il existe, chez les organismes inférieurs, ceux pour lesquels la différence entre le soma et le germen n'est pas établie, des différences physiologiques sexuelles. Il est possible que ces deux catégories de différences présentent entre elles des analogies, mais nous ne connaissons pas toujours avec une précision suffisante la signification véritable de ces différences pour que les analogies qu'elles peuvent présenter apparaissent clairement.

Il ressort toutefois de notre étude que parmi les caractères sexuels que nous pouvons mettre en évidence, ceux là doivent nous arrêter plus particulièrement qui se présentent comme l'expression d'une qualité commune à des types aussi différents que les Vertébrés et les Champignons. Ce sont ces caractères que nous nous efforcerons de mettre en évidence parceque, par leur généralité même, ils doivent probablement représenter ce qui dans la sexualité exprime les qualités primitives et fondamentales du phénomène.

Si parmi les différences sexuelles physiologiques qui peuvent apparaître dans les fonctions les plus diverses, suivant les groupes étudiés, certaines ont pu, cependant, pour les types les plus divers, se rattacher aux manifestations de la croissance et de la nutrition,

c'est parceque ces différences physiologiques traduisent des conditions de vie cellulaire qui ne sont pas exactement les mêmes dans l'un et l'autre sexe d'une même espèce. En attribuant au terme métabolisme cellulaire sa signification la plus générale, nous pouvons dire que l'ensemble des résultats obtenus dans notre étude sur les différences sexuelles physiologiques s'exprime par la constatation d'une différence de métabolisme en rapport avec le sexe.

La notion d'une différence de métabolisme en rapport avec le sexe peut sembler une constatation banale si on envisage seulement quelques organismes supérieurs, elle prend sa signification véritable quand on constate sa généralité. Si on remarque, d'autre part, comme nous avons pu le faire dans l'étude de ce chapitre, qu'une telle différence peut, fort bien, exister seulement à l'état potentiel, si bien que seules certaines conditions particulières se trouvent capables de révéler son existence, on voit que cette différence de puissance métabolique est un caractère sexuel de premier ordre.

La suite de notre étude nous permettra d'apporter quelques précisions sur les différences de métabolisme qui existent entre les sexes. Les précisions apportées pourront constituer les jalons qui permettront, dans une certaine mesure, de fixer, parmi les recherches expérimentales dont nous envisagions plus haut la possibilité illimitée, celles qui, logiquement, semblent avoir le plus de chances d'apporter des clartés nouvelles au problème de la sexualité.

---

## CHAPITRE V

# LES HORMONES GÉNITALES

1. L'importance des hormones.
2. Les hormones et les caractères sexuels secondaires.
3. L'hypothèse de l'asexualité embryonnaire.
4. Le mode d'action des hormones.
5. La spécificité de l'action des hormones.
6. L'étude des hormones chez les Invertébrés.
7. Conclusions.

### 1. L'importance des hormones

La question des hormones sexuelles occupe dans l'étude des problèmes de la sexualité une place de premier plan. Il semble même que, pour de nombreux auteurs, tout le problème de la physiologie de la sexualité se trouve, en quelque sorte, condensé dans l'étude des hormones. Nous devons donc considérer les hormones sexuelles non seulement au point de vue des résultats qu'elles apportent à l'étude de la physicochimie de la sexualité, mais aussi au point de vue de la place qu'elles occupent dans les préoccupations des chercheurs et des problèmes qui se posent à leur sujet, concernant l'objet de notre étude.

L'importance prise par l'étude des hormones sexuelles est intimement liée aux lumières nouvelles que la notion des sécrétions internes a projetées sur toute la physiologie générale.

C'est à CLAUDE BERNARD (1855) que nous devons la première notion sur les sécrétions internes. A la suite de sa mémorable découverte sur la fonction glycogénique du foie, il écrit: «On s'est fait pendant longtemps une très fausse idée de ce qu'est un organe sécréteur. On pensait que toute sécrétion devait être versée sur une surface interne ou externe et que tout organe sécréteur devait nécessairement être pourvu d'un conduit excréteur destiné à porter au dehors les produits de la sécrétion. L'histoire du foie établit maintenant, d'une manière très nette, qu'il y a des sécrétions internes, c'est à dire des sécrétions dont le produit au lieu d'être déversé à l'extérieur est transmis directement dans le sang (1855, t. 1 p. 96).

L'illustre physiologiste a insisté, à plusieurs reprises, au cours de ses publications (CLAUDE BERNARD 1859, t. 2, p. 411 et 1867, p. 74) sur l'importance des sécrétions internes; elles lui paraissent des sécrétions nutritives qui préparent les principes immédiats destinés aux phénomènes de nutrition des éléments histologiques.

BROWN-SÉQUARD et D'ARSONVAL (1891) furent conduits à cette donnée que beaucoup d'organes secrètent dans le sang des principes qui agissent d'une façon élective sur d'autres organes. «Ces produits solubles pénètrent dans le sang et viennent influencer, par l'intermédiaire de ce liquide les autres cellules des éléments anatomiques de l'organisme. Il en résulte que les diverses cellules de l'économie sont ainsi rendues solidaires les unes des autres et par un mécanisme autre que par des actions du système nerveux» (p. 496). La notion d'excitant fonctionnel spécifique a été précisée par GLEY (1877) et en 1905 BAYLISS et STARLING donnent le nom d'hormones (j'éveille) à ces excitants qui établissent la corrélation fonctionnelle humorale entre les organes.

Les progrès réalisés dans l'étude physiologique des sécrétions internes ont eu des conséquences importantes. Une branche nouvelle de la Médecine, l'opothérapie, est née de l'heureuse application des produits des sécrétions internes. Grâce à l'étude de l'hormone thyroïdienne, le problème si important de l'ontogénèse a été fructueusement abordé par le coté expérimental. Ces divers résultats, qui marquent des étapes importantes dans les progrès de la Biologie, nous aident à comprendre la place considérable que l'étude des hormones sexuelles occupe aujourd'hui dans les recherches sur la sexualité.

Le mécanisme des corrélations chimiques humores semble être très général. Non seulement les glandes closes comme la thyroïde, le thymus, l'hypophyse, les glandes surrénales fabriquent des hormones indispensables à la vie, mais de nombreux organes comme le foie, le pancréas se présentent comme des glandes mixtes jouant, par les produits qu'ils émettent dans le sang, un rôle fort important. La notion de sécrétions internes peut encore être généralisée et on peut imaginer que chaque cellule, par les produits qu'elle émet dans le milieu où elle se trouve plongée, puisse avoir une répercussion sur l'ensemble de l'organisme auquel elle appartient. Le mécanisme de la division du travail, corrélatif du perfectionnement de l'organisme, aurait

alors entraîné la localisation et la spécialisation de certains tissus plus particulièrement chargés d'élaborer les substances chimiques qui interviennent dans le métabolisme général de l'individu.

Nous devons toutefois remarquer ici que si, parmi les produits considérés comme résultant des sécrétions internes, certains comme le glycogène du foie sont parfaitement définis chimiquement, d'autres, et parmi eux les produits de sécrétion des glandes génitales, rentrent dans la catégorie des hormones. Or, nos connaissances sur la nature des hormones sont souvent fort vagues et nous ne savons rien de précis concernant leurs qualités chimiques. Cette grave lacune dans nos connaissances entraîne comme conséquence que, momentanément tout au moins, le chapitre des hormones sexuelles ne peut occuper, dans une étude sur la physicochimie de la sexualité, la place prépondérante que les nombreuses recherches sur les hormones semblerait pouvoir lui faire attribuer.

C'est BROWN-SÉQUARD (1889) qui, le premier, a montré que le testicule joue le rôle d'une glande à sécrétion interne. En pratiquant sur lui même des injections d'extrait testiculaire de Cobaye, il a obtenu un accroissement de vigueur musculaire et a pu augmenter sa capacité de travail intellectuel.

Il a précisé la signification des expériences d'injections des extraits de glandes génitales mâles et en a déduit une méthode thérapeutique nouvelle. Cette méthode constitue le véritable fondement de l'opothérapie.

Une autre application thérapeutique de l'action des hormones génitales a été réalisée par la méthode des greffes. VORONOFF (1926) greffe sur des animaux âgés les glandes reproductrices d'animaux jeunes et obtient ainsi une espèce de rajeunissement. Il a essayé de rajeunir les béliers et a obtenu des résultats intéressants au point de vue de l'amélioration des races de mouton. La greffe du chimpanzé sur l'homme âgé a été également pratiquée avec, semble-t-il, un certain succès, par cet expérimentateur. Les glandes génitales jouent donc un double rôle; elles sont génératrices des éléments de la reproduction, ovules ou spermatozoïdes et elles jouent aussi le rôle de glandes à sécrétion interne.

Parmi les multiples publications faites sur la question des hormones génitales, un grand nombre de travaux visent surtout à établir la localisation précise des zones de sécrétion, les conclu-



sions des auteurs sont très discutées. Nous n'avons pas à aborder cet aspect de la question parcequ'il n'intéresse pas directement notre sujet. Nous essayerons tout d'abord de dégager de l'ensemble des recherches les résultats qui permettent de préciser le rôle physiologique des hormones génitales chez les Vertébrés.

## 2. Les hormones et les caractères sexuels secondaires

Le rapport qui existe entre les glandes sexuelles mâles et les caractères sexuels secondaires est connu depuis longtemps et les expériences de castration permettent de le confirmer. On sait que, d'une façon générale, les caractères sexuels secondaires n'ont leur complet épanouissement qu'après le développement du testicule. D'autre part, l'ablation de la glande arrête l'évolution de ces caractères et la modification ainsi obtenue est particulièrement nette quand la castration a été pratiquée assez tôt (castration prépubérale).

La castration chez l'homme était pratiquée en Orient en vue d'obtenir des eunuques et par certaines sectes religieuses Russes. L'eunuque présente une tendance à l'adiposité. En dehors de la chevelure, l'ensemble du système pileux est peu développé, le visage est glabre, la voix ne change pas (castrats de la chapelle Sixtine). Chez les Mammifères, les effets de la castration sont faciles à apprécier en constatant les différences profondes qui, dans l'allure, le développement du corps et le caractère, séparent le bœuf du taureau.

Des faits de neutralisation partielle peuvent être observés dans le sexe femelle par ovariectomie prépubérale. Il semble bien qu'il se manifeste une tendance vers un état neutre qui rappellerait celui du jeune dont la glande serait encore immature. Chez les Mammifères, cette forme neutre, commune aux deux sexes, se rapprocherait plutôt de la forme femelle.

PÉZARD et ses collaborateurs ont cherché à démontrer l'existence d'une forme neutre chez les Oiseaux. Ici, d'ailleurs, cette forme neutre se rapproche de la forme mâle. La castration du Coq lui fait perdre l'instinct sexuel, l'instinct combattif, le chant. La crête se modifie profondément, elle perd sa couleur rouge, devient blanche et farineuse et diminue de taille. Le plumage n'est pas modifié; le Chapon garde le plumage du Coq, il conserve aussi l'ergot qui continue d'ailleurs à pousser de 1<sup>mm</sup>, 5 par mois, en moyenne.

La castration de la Poule entraîne une modification du plumage. Après la mue qui suit l'ovariectomie, les plumes qui poussent sur la Poule opérée sont semblables à celles du Coq. Le Poule normale n'a pas d'ergot, à cet endroit se trouve une écaille d'assez grande taille. Après l'ablation de l'ovaire, l'ergot se développe à la place de cette écaille et il pousse avec la même vitesse que chez le Coq ou le Chapon. Ainsi, l'ovaire secrèterait une hormone inhibitrice pour le développement du plumage et de l'ergot.

Quand on prive le Coq de ses testicules et la Poule de son ovaire, on aboutit à la même forme, forme neutre, qui est réellement caractéristique de l'espèce. Pour cette raison, PÉZARD, SAND et CARIDROIT (1924) l'ont appelé la forme spécifique.

Le mâle, chez la Grenouille, présente sur le doigt interne du membre antérieur une callosité qui manque chez la femelle. La castration entraîne l'atrophie de cette callosité. Si, cependant, on greffe un testicule sous la peau du mâle castré ou encore si on lui fait des injections de substance testiculaire, la callosité reparaît. HARMS (1909) pense avoir apporté la preuve de l'existence de l'hormone dans le sang. En greffant au printemps, sur une Grenouille mâle, le bourrelet copulateur dégénéré, pris à un autre mâle qui avait été préalablement castré, il a constaté que ce bourrelet dégénéré, placé dans ces nouvelles conditions de nutrition, pouvait se développer et reprendre ses caractères histologiques normaux. L'auteur voit dans ce phénomène la preuve de la présence dans le sang d'une substance morphogénétique qui est l'hormone mâle.

Les expériences de greffe sont le complément nécessaire des expériences de castration. Les caractères qui ont disparu à la suite de l'ablation de la glande génitale doivent reparaître quand on greffe avec succès un fragment de la glande sur l'animal castré.

STEINACH (1910, 1911, 1912) a pratiqué des greffes testiculaires sur les Rats et les Cobayes préalablement castrés, il a vu alors apparaître sur les animaux opérés les caractères morphologiques et les instincts sexuels, à l'époque habituelle et suivant les modalités normales.

Des expériences de transplantation testiculaire, pratiquées sur des Grenouilles mâles, préalablement castrées, par introduction de fragments de testicules sous la peau ou dans les sacs lymph-

tiques sous cutanés, ont provoqué l'apparition de la callosité du pouce, caractéristique du mâle. Ajoutons toutefois que MEISENHEIMER (1911) obtient un résultat semblable, à l'intensité près, en pratiquant, chez le mâle castré, une injection d'ovaire. SMITH et SCHUSTER (1912) ont fait des expériences de castration et transplantation des gonades chez la grenouille *Rana fusca*. Leurs résultats, qui ne concordent pas toujours avec ceux obtenus par NUSSBAUM et par MEISENHEIMER, ne sont ni favorables ni défavorables à l'existence de l'hormone et les auteurs pensent qu'il n'est pas nécessaire de formuler l'hypothèse de l'hormone pour expliquer les phénomènes constatés.

La transplantation du testicule à un Chapon, pourvu que la masse testiculaire soit assez grande, donne à l'animal opéré l'aspect du Coq et la greffe d'ovaire à une Chaponne entraîne le remplacement du plumage neutre (ici celui du Coq) par le plumage de la Poule, en même temps les ergots cessent de croître; naturellement la partie qui est déjà développée ne peut régresser.

Les expériences de transplantations croisées, par greffe d'un organe sexuel sur un individu du sexe opposé, donnent aussi des résultats fort intéressants. STEINACH, en insérant, sous la peau ou dans le péritoine de Cobayes ou de Rats mâles, préalablement castrés, des fragments d'ovaires d'animaux de la même espèce et du même âge, provoque l'apparition, chez ces mâles, des caractères sexuels secondaires du sexe femelle. SAND (1922) greffe un fragment d'ovaire dans le testicule d'un Cobaye mâle, il détermine ainsi le développement de la glande mammaire. L'auteur a pu réaliser l'hermaphrodisme expérimental par des actions combinées de transplantations. Sur treize Cobayes opérés, deux sont devenus hermaphrodites. LIPSCHÜTZ (1927) obtient des résultats analogues, il peut produire des hermaphrodites expérimentaux en greffant un ovaire chez des Cobayes porteurs de deux testicules intacts et soumis à une alimentation normale. KALLAS et LIPSCHÜTZ (1929) ont obtenu une hyperféménisation de Lapins mâles castrés, par des greffes ovariennes dans le rein. Il s'est produit une hypertrophie des mamelons et un développement gravidique des glandes mammaires. Dans un cas, on a même observé la sécrétion lactée.

De nombreux auteurs ont apporté des résultats qui concordent avec ceux que nous venons d'exposer, nous nous arrêterons seulement aux recherches de PÉZARD, SAND et CARIDROIT (1923

à 1926) sur les Gallinacés, parce que ces recherches ont apporté les résultats les plus complets. En greffant sur une Poule castrée un testicule de Coq on voit apparaître chez elle des caractères sexuels secondaires mâles (crête, ergots). Inversement, le Chapon, après la greffe de l'ovaire, prend les attributs de la Poule (plumage terne). Enfin, en greffant, simultanément, sur un même sujet, après castration, une glande mâle et une glande femelle, PÉZARD obtient, après la première mue, des animaux à caractères mixtes mâles et femelles. Il apparaît donc que le soma des Oiseaux possède, quel que soit le sexe, une double potentialité mâle et femelle. On peut extérioriser, à volonté, les caractères sexuels du sexe opposé en supprimant ou en introduisant les hormones actives, telles sont les conclusions des auteurs dont nous venons de parler.

Nous avons déjà noté au début de ce chapitre des expériences d'injections d'extraits, elles sont en accord avec la conception des hormones génitales et apportent des arguments importants pour l'existence de ces hormones. STEINACH (1910—1912) observe qu'en injectant dans les sacs lymphatiques de Grenouilles mâles castrées de la substance de testicule broyée, empruntée à des mâles au moment des amours, il obtient le développement du bourrelet du pouce et rend possible le réflexe de l'embrassement. STEINACH, DOHRN, SCHOELLER, HOLWEY et FAURE (1928) ont pu extraire une substance qu'ils considèrent comme l'hormone femelle purifiée et concentrée. Cette hormone a provoqué la sécrétion du lait dans les mamelles. Les expériences ont été faites chez le Rat. Des mâles chatrés ont présenté des signes de féminisation par injection de l'hormone. Enfin, l'utilisation du produit par STEINACH, KUN et HOLWEG (1928) a provoqué le rajeunissement de l'organisme femelle. Toutefois, quand on cesse les injections, la sénilité reparaît. BUSQUET (1927, 1928) a provoqué l'apparition des caractères sexuels secondaires masculins chez les Chapons par ingestion du sérum de Taureau.

Quel est le mécanisme d'action des hormones? Il semble bien qu'il y ait, tout au moins chez les Gallinacés, production de deux sortes d'hormones, l'une mâle, à action positive, l'autre femelle, à action frénatrice et chacune de ces hormones pourrait modifier l'état neutre dans un sens différent.

PÉZARD (1921, a, b) a étudié la question au point de vue quantitatif. D'après les résultats de ses recherches, l'action des hormones n'obéit pas à la loi de proportionnalité. Pour le Coq,



il faut une quantité de 0g,4 de testicule afin d'obtenir une action, c'est le minimum efficace. Au dessous de cette masse minima, qui varie d'ailleurs un peu avec les individus (elle est parfois de 0g,3), la sexualité est nulle : au dessus, elle est complète. La sexualité étant indiquée ici par l'aspect de la crête. C'est la loi du «tout ou rien». L'hormone testiculaire n'a donc pas une action quantitative, elle provoque le phénomène. L'apparition de la puberté dès le troisième mois correspond au moment où les glandes reproductrices, en voie d'accroissement, franchissent le minimum efficace. Leur action, nulle auparavant, crée d'emblée la condition chimique de milieu qui permet à l'animal d'atteindre son équilibre sexué. Dans les conditions normales, une très petite fraction ( $\frac{1}{50}$  par exemple) de l'hormone testiculaire est utilisée pour le maintien du caractère conditionné; le reste est une sorte de sécrétion de luxe.

Si on considère chaque caractère sexuel en particulier, on constate que le minimum efficace diffère d'un caractère à l'autre. Ces différences sont d'ailleurs petites. Les seuils différentiels sont exprimés par les différents minima évalués en poids de glandes.

Les résultats des expériences faites sur les Mammifères par LIPSCHÜTZ et ses élèves, sur les Batraciens par CHAMPY, sont, dans l'ensemble, favorables aux lois de PÉZARD.

CHAMPY (1924), dans son ouvrage «sexualité et hormones» a introduit la notion des dysharmonies de croissance; il pense que la conception des évolutions différentielles explique plus parfaitement les phénomènes constatés que celle des seuils différentiels. BULLIARD et CHAMPY (1927) estiment que la loi du «tout ou rien» n'est qu'une loi approximative et des expériences de BENOIT (1928) sur le Coq se dégagent la possibilité d'une action quantitative de l'hormone sexuelle. ARON (1924) a mis en évidence l'existence de seuils différentiels chez le Triton mâle.

DE BEAUMONT (1926—1929), dans ses recherches sur les caractères sexuels du Triton, n'a point constaté d'action inhibitrice exercée par l'ovaire. Le testicule ne semble pas, non plus, exercer d'inhibition sur les caractères sexuels féminins. D'après l'auteur, la loi du «tout ou rien» ne s'applique pas aux Urodèles et la conception d'un type neutre ne s'applique point non plus. Parmi les caractères sexuels du Triton, toute la catégorie des caractères prépubéraux a un déterminisme inconnu. Sont-ils sous la dépendance d'une hormone que secrèteraient les gonades



immatures ? Sont-ils indépendants de toute action hormonique ? Aucune expérience ne permet d'affirmer l'équipotentialité du soma dans les deux sexes.

BUSQUET (1928), dans son étude sur la masculinisation des chapons par le sérum de Taureau, trouve bien des résultats qui rappellent les seuils différentiels de PÉZARD, mais l'échelonnement de ces seuils n'est pas le même que dans le cas où il est déterminé par un fragment testiculaire. Si les hormones testiculaires donnent « tout ou rien » dans les conditions normales de la vie, elles peuvent créer une masculinisation incomplète lorsqu'une circonstance quelconque les éloigne du type spécifique. PÉZARD (1927) a apporté des précisions complémentaires sur l'interprétation qu'il convenait de donner aux lois énoncées par lui, mais de l'ensemble des recherches que nous venons d'examiner il résulte que l'étude de l'action quantitative des hormones sexuelles est encore inachevée.

Des résultats concordants obtenus par les auteurs se dégagent bien la preuve de l'existence des hormones génitales pour les trois groupes suivants : Mammifères, Oiseaux et Batraciens. Les expériences de transplantation ayant été réalisées en des points très divers du corps, des connexions nerveuses ne peuvent s'établir avant la manifestation de l'action du greffon et, tout au moins pour le début de l'expérience, il existe une relation humorale entre les glandes génitales et les caractères sexuels secondaires. Les expériences d'injection d'extraits sont en accord avec l'idée d'une action chimique, cette action s'exerce par l'intermédiaire du sang.

Toutefois, l'étude quantitative des hormones, la mise en évidence des seuils différentiels, l'existence de caractères sexuels prépubéraux nous ont montré qu'il y avait des degrés dans l'action de l'hormone suivant le caractère considéré. Des différences encore plus nettes entre les caractères ont pu être constatées et LIPSCHÜTZ (1921) a donné une vue d'ensemble de la question pour les Mammifères et les Oiseaux en dressant un tableau des caractères sexuels secondaires. Il distingue, parmi ces caractères, ceux qui dépendent de la glande de la puberté et, d'autre part, ceux qui ne dépendent pas des hormones génitales.

ZAWADOWSKY (1926) distingue également les caractères eusexuels qui dépendent de la présence de la glande génitale, des caractères pseudosexuels qui sont indépendants des hormones sexuelles.

ATHIAS (1929), étudiant les effets de la castration chez le Dindon, montre que, de tous les caractères décrits chez le Dindon mâle comme caractères sexuels secondaires, seuls la crête extensible et le rouge doivent être rangés dans la catégorie des caractères eusexuels, tous les autres étant indépendants de l'hormone testiculaire, du moins à l'âge adulte. Ainsi malgré les liens intimes qui, chez les Vertébrés supérieurs, existent entre les hormones génitales et les caractères sexuels secondaires, il y a cependant des manifestations de la sexualité qui sont indépendantes des hormones sexuelles.

Il résulte de l'étude que nous venons de faire que, même chez les organismes pour lesquels l'existence des hormones génitales est démontrée, nous ne pouvons considérer toutes les manifestations des différences sexuelles comme de simples expressions de l'activité hormonale. Il reste cependant toute une catégorie de qualités sexuelles qui peuvent être sous la dépendance des sécrétions internes. Nous allons examiner, à leur sujet, la conception qui attribue au facteur hormone sexuelle le rôle prépondérant dans l'expression de la sexualité. L'hypothèse de l'asexualité embryonnaire nous apporte précisément cette conception.

### 3. L'hypothèse de l'asexualité embryonnaire

Nous avons vu que des recherches de PÉZARD semblait se dégager l'existence d'une forme neutre chez les Oiseaux. Le soma aurait une double potentialité mâle et femelle, l'action des hormones sexuelles permettant d'extérioriser les caractères sexuels. On sait, d'autre part, que STEINACH a obtenu la féminisation de Cobayes mâles par la greffe des ovaires sur des animaux chatrés et la masculinisation de Cobayes femelles (après castration) par la greffe de testicules. Enfin STEINACH et SAND ont pu obtenir des hermaphrodites expérimentaux par la greffe simultanée d'un ovaire et d'un testicule sur des Mammifères préalablement castrés.

Rapprochant ces divers faits des résultats obtenus dans ses recherches, LIPSCHÜTZ (1921) formule l'hypothèse de l'asexualité de la forme embryonnaire. Les caractères sexuels somatiques ou psychiques sont ils dûs normalement à une sécrétion interne de la glande sexuelle pendant le développement embryonnaire et n'est ce pas cette glande qui décide du sexe somatique et psychique de l'organisme. Le soma est-il asexuel au commencement du développement embryonnaire ?

La forme embryonnaire asexuelle comprend, pour LIP-SCHÜTZ, non seulement le soma, mais aussi les cellules germinatives: «Il y a toute une série de faits qui semblent établir que le sexe des cellules germinatives dépend, lui aussi, de la glande de la puberté» (p. 35).

La conception de LIP-SCHÜTZ attribue, comme on le voit, une importance considérable, on peut même dire une importance primordiale, au rôle des hormones génitales puisque, dans cette conception, c'est l'hormone sexuelle qui, par son influence, dirigerait le sexe somatique, les caractères sexuels psychiques et même la polarisation des cellules germinales de l'individu. A la question ainsi nettement posée l'étude des travaux sur le développement du sexe de l'embryon va nous permettre d'apporter une réponse.

Divers auteurs ont cherché à préciser le rôle des hormones sexuelles dans le développement du sexe chez l'embryon.

LILLIE (1917—1923) a longuement étudié le cas du «free-martin» chez les Bovidés. On sait que la génisse jumelle d'un taureau est toujours stérile. Ses organes génitaux externes sont normaux mais les organes internes rappellent ceux d'un mâle. La dissection fait apparaître en effet, testicules, épидидyme, canal déférent et vésicule séminale, sans produits sexuels. Il en résulte que le «free martin» est moins une femelle stérile qu'un hermaphrodite mâle à organes internes imparfaits et dont les organes externes sont du type femelle.

LILLIE (1917) a montré que les jumeaux, dans ce cas, proviennent de deux œufs séparés. Leurs chorions d'abord distincts se fusionnent ensuite et présentent une large circulation commune. Comme d'après les statistiques le «free-martin» devait être primitivement du sexe femelle, sa transformation en hermaphrodite peut-être attribuée à l'action exercée sur lui par son jumeau mâle. L'auteur explique cette action par l'apparition, chez le mâle, dès le début de la différenciation sexuelle, d'une hormone sexuelle mâle dont l'action sur le jumeau femelle provoquerait les anomalies constatées.

WITSCHI (1927, a) ayant trouvé que dans les têtards de Grenouille en parabiose la femelle est influencée par le mâle alors que l'influence inverse ne se manifeste pas, LILLIE (1927) estime que les faits constatés chez les Bovidés et chez les Batraciens sont analogues. Ils montrent, à son avis, la participation des hormones dans le développement embryonnaire des caractères sexuels, en

ce qui concerne le sexe mâle dans les groupes étudiées; mais pour le sexe femelle il n'existe aucune preuve de cette action.

Les travaux de BURNS sur la parabiose des larves d'amphibiens (1925) et sur l'effet des gonades greffées dans les larves de Batraciens (1927) sont également favorables à l'interprétation d'une participation des hormones sexuelles au développement embryonnaire des glandes sexuelles.

Cependant, il existe une série de recherches dont les résultats sont défavorables à une semblable interprétation; tels sont les travaux de GREENWOOD (1925), de KEMP (1925), de WILLIER (1927) sur les greffes de gonades chez le Poulet, ceux de HUMPHREY (1927, 1928) sur les greffes dans les larves d'Amphibiens. LILLIE (1927) reconnaît d'ailleurs qu'il n'est pas possible d'appliquer l'interprétation proposée par lui au cas du développement embryonnaire des Oiseaux (p. 193).

WILLIER et YUH (1928) ont repris l'étude de cette question; ils arrivent à la conclusion suivante: Les hormones sexuelles des gonades greffées ne peuvent pas modifier la différenciation embryonnaire des caractères sexuels. La gonade indifférenciée est déjà orientée sexuellement avant l'apparition des hormones sexuelles «In other words, the indifferent gonad had become sexually differentiated before the sex hormones were present» (p. 113).

CORINALDESI (1927) a greffé des ébauches de glandes génitales d'embryons de poulet dans l'allantoïde d'embryons de dix jours. Les ébauches greffées étaient prises à des ages divers; le sexe de l'hôte n'a eu aucune influence sur le développement ou la différenciation des organes greffés. La même indépendance s'observe lorsque les glandes greffées sont au stade indifférent ou à celui de différenciation sexuelle. La détermination du sexe est donc réalisée à une période très précoce du développement embryonnaire et, quand le sexe est établi, la greffe dans un hôte de sexe différent est incapable de le modifier.

Nous avons vu que les expériences de WITSCHI sur la parabiose pouvaient être interprétées en faveur de l'existence d'une action des hormones dans l'évolution sexuelle de l'embryon. Cet auteur (1927, b) a fait de nouvelles recherches destinées justement à préciser le rôle des hormones sexuelles dans la détermination du sexe. Il a greffé des testicules de grenouilles adultes dans les diverses parties du corps de larves de la même espèce, larves qui



étaient encore indifférentes au point de vue sexuel. Dans ces conditions nouvelles les diverses parties du testicule peuvent parfaitement se développer. D'autre part, ni le développement, ni la détermination du sexe des gonades de l'hôte ne se trouvent influencés par l'action de la greffe. WITSCHI conclut, du résultat de ses expériences et de l'examen des diverses recherches faites sur cette question, qu'il n'existe aucun fait en faveur de l'hypothèse du rôle des hormones dans la détermination du sexe.

L'ensemble de ces résultats nous montre que le rôle primordial que l'on a voulu attribuer aux hormones dans le déterminisme ou l'orientation du sexe est tout à fait exagéré. Remarquons d'ailleurs que même dans le cas du «free-martin», si particulièrement favorable à l'interprétation d'une action précoce des hormones, cette interprétation est basée sur une hypothèse assez fragile.

Il y a, nous dit on, une large communication sanguine entre les deux jumeaux et c'est le passage du sang du jumeau mâle dans le corps de la femelle que amène la transformation de cette dernière en hermaphrodite. L'interprétation ainsi donnée est tout à fait rationnelle mais cette interprétation nous paraît dépasser singulièrement les faits acquis lorsqu'elle précise qu'il s'agit spécialement, dans la modification du milieu intérieur de l'organisme, de l'action particulière d'une hormone mâle. Aucune démonstration n'a été apportée concernant ni l'existence véritable de cette hormone ni son rôle. Les faits acquis sur la sexualisation cytoplasmique et sur les conditions de la polarisation sexuelle (JOYET-LAVERGNE, 1928) nous permettent de concevoir la possibilité d'une action du milieu intérieur, représenté ici par le sang, sur l'orientation des manifestations sexuelles de l'organisme. Nous attribuerons donc à l'action du sang du jumeau mâle les modifications constatées dans le «free martin» sans préjuger du mécanisme intime suivant lequel cette action peut se manifester.

L'hypothèse d'une forme neutre est souvent peu vraisemblable et de BEAUMONT (1926—1929) montre que cette conception ne s'applique pas aux Urodèles. L'orientation sexuelle est déjà un fait acquis quand les hormones apparaissent et ces hormones ne semblent pas capables d'exercer une influence décisive ni sur le déterminisme ni sur la différenciation du sexe.



#### 4. Le mode d'action des hormones

Le mode d'action des hormones génitales est complexe; elles agissent en collaboration avec les autres hormones et n'échappent pas à la solidarité qui paraît exister entre les diverses sécrétions internes de l'organisme.

Les recherches de ZONDEK et ASCHEIM (1926, 1927) et celles de SMITH, P.E. (1926) ont montré que des substances provenant du lobe antérieur de l'hypophyse, administrées au Rat ou à la Souris jeunes, provoquent l'apparition précoce du rut. De nombreux travaux ont confirmé et généralisé ces résultats.

LIPSCHÜTZ et PAEZ (1928) ont provoqué l'apparition d'une sexualité précoce chez le Cobaye par des injections d'hypophyses qui avaient été prélevées sur des Cobayes adultes. LIPSCHÜTZ, KALLAS et WILCKENS (1929) ont pu obtenir une augmentation de l'activité utérine de la Souris jeune par des injections hypophysaires provenant d'une hypophyse de Pigeon.

RIDDLE et FLEMION (1928) ont fait l'étude de cette question sur les Oiseaux. Si on prend un extrait glycéринé frais du lobe antérieur de l'hypophyse du Bœuf et si on fait à des Pigeons une injection quotidienne de cet extrait, pendant des périodes qui varient de sept à dix-sept jours, on constate un développement extraordinaire des testicules chez les mâles; le poids de ces organes peut arriver à atteindre plusieurs fois le poids normal. Les effets du traitement sur les Pigeons femelles sont moins marqués.

Chez les Batraciens, HOUSSAY et LASCANO-GONZALEZ (1929) ont montré le rôle de l'hypophyse dans l'activité testiculaire. Ces auteurs se demandent si l'activité périodique sexuelle du Crapaud n'est pas sous la dépendance de l'action de l'hypophyse. HOUSSAY, GIUSTI et LASCANO-GONZALEZ (1929), par de nouvelles expériences, répondent à la question. Ils constatent que si l'extirpation de l'hypophyse produit une atrophie testiculaire chez le Crapaud, cette atrophie peut-être évitée par des implantations sous cutanées répétées du lobe glandulaire de l'hypophyse. Ces implantations produisent une augmentation du volume et du poids des testicules, aussi bien chez les sujets privés d'hypophyse que chez les témoins. Les caractères sexuels secondaires (réflexe de l'accouplement, callosité et pigmentation du pouce) disparaissent après l'extirpation de l'hypophyse. Certains de ces caractères peuvent réparaître par l'action de l'implantation hypophysaire. Ainsi, la sécrétion de l'hypophyse est une condition nécessaire pour le

développement et le maintien de l'activité normale testiculaire chez le Crapaud. L'effet des implantations quotidiennes d'un lobe glandulaire d'hypophyse sous la peau est encore plus intense chez les femelles. Cette implantation provoque l'ovulation et la ponte ovulaire. Les auteurs concluent que les résultats de leurs recherches montrent que l'hypophyse intervient dans le développement et la conservation des gonades ainsi que dans le développement des caractères sexuels.

Les expériences de STRICKER et GRUETER (1928) sur l'action du lobe antérieur de l'hypophyse dans la montée laiteuse chez la Lapine, celles de COURRIER, KEHL et RAYNAUD (1929) sur l'action des extraits hypophysaires chez la Guenon impubère, celles de VATRIN (1929) sur l'action de l'hormone hypophysaire dans le développement du tractus génital chez le Cobaye, sont en accord avec les résultats des divers auteurs que nous avons cités pour démontrer que les liens qui existent entre les fonctions de l'hypophyse et les manifestations de l'activité des hormones génitales présentent un caractère général.

Des rapports avec d'autres sécrétions internes ont pu être établis. RIDDLE et FREY (1925) constatent que, chez le Pigeon, il y a une diminution du thymus en corrélation avec la maturité sexuelle. LÉVI (1927), étudiant les modifications histologiques du thymus à la suite de la castration et dans la vieillesse, constate que, chez le Coq, il y a un lien histophysiologique entre les glandes génitales et le thymus. Les résultats obtenus par JOLLY et LIEURE (1929), dans leurs expériences sur l'influence de la castration dans l'involution du thymus chez le Cobaye et chez le Lapin, sont en accord avec les conclusions des auteurs précédents.

Dans un exposé synthétique, RIDDLE (1929) a précisé sa conception sur le rôle du thymus. Il considère que cet organe possède une fonction primordiale dans les phénomènes de la reproduction. Une sécrétion du thymus qu'il appelle la thymovidine est nécessaire à la formation de la coquille, des membranes, et de l'albumine de l'œuf, chez l'oiseau. En l'absence de cette sécrétion l'ovaire ne peut fonctionner normalement, il ne peut produire des ovules de taille normale, la sécrétion de la coquille et celle de l'albumine ont considérablement diminué ou ont même disparu; l'administration de thymus desséché de bœuf ramène les conditions normales.

Diverses preuves des rapports qui existent entre l'activité de la glande thyroïde et les manifestations de la sexualité ont pu être établies. RIDDLE et FISCHER (1925) ont constaté que les variations saisonnières des dimensions de la thyroïde, chez le Pigeon, se trouvent en relation avec le rythme de l'activité sexuelle. PIGHINI (1925) a obtenu une augmentation du volume du testicule chez le Coq et une ovulation plus abondante chez la Poule par des injections d'extraits de thyroïde. ZAWADOWSKY (1927) a cherché à établir, par l'action de l'hormone thyroïdienne sur le plumage, s'il existait un antagonisme entre l'hormone sexuelle et l'hormone thyroïdienne. Le plumage du Coq est plus résistant à l'action de la thyroïde que celui de la Poule.

KRIZENECKY et NEVALONNYI (1927) ont montré que l'ingestion de thyroïde chez le poussin mâle provoque l'apparition d'un plumage semblable à celui de la femelle. L'action de la thyroïde sur le caractère sexuel du plumage se montre ici comparable à l'action inhibitrice exercée par l'ovaire.

Ainsi, par l'ensemble des résultats concordants que nous venons d'indiquer, les rapports entre les manifestations de la sexualité et l'action respective des hormones de l'hypophyse, du thymus, de la thyroïde semblent être bien établis.

La question doit être envisagée à un point de vue plus général. Nous savons qu'il existe entre les diverses sécrétions internes tout un mécanisme de corrélations dont l'étude n'est pas encore très avancée mais dont l'existence n'est pas douteuse, nous devons incontestablement tenir compte de semblables corrélations. Nous prendrons comme exemple le cas des sécrétions de l'hypophyse et de la thyroïde dont nous venons précisément de constater les relations directes avec les manifestations de l'activité génitale. Ces deux sécrétions ont entre elles des rapports très étroits.

INGRAM (1929), étudiant la néoténie chez les Amphibiens montre les modifications histologiques profondes que subit la glande thyroïde sous l'action d'une transplantation du lobe antérieur de l'hypophyse. Ces modifications indiquent l'existence d'une action de stimulation de la part de la sécrétion hypophysaire sur le développement et le fonctionnement de la thyroïde. ARON (1929), étudiant l'action de l'hypophyse sur la thyroïde chez le Cobaye a obtenu des résultats semblables à ceux de INGRAM. Par des injections d'extraits frais du lobe antérieur de l'hypo-

physe du taureau à des Cobayes des deux sexes et de tout âge, il obtient une suractivité fonctionnelle de la thyroïde.

Les divers résultats que nous venons d'exposer ne constituent pas un inventaire complet des travaux sur les hormones, ils sont cependant suffisants pour nous permettre de dégager quelques conclusions importantes.

Il n'est plus possible aujourd'hui, étant donné ce que nous savons sur les liens qui existent entre les diverses sécrétions internes, de séparer totalement le problème des hormones génitales de l'ensemble des corrélations humorales de l'organisme. Si la recherche du rôle des hormones génitales dans les manifestations de la sexualité conserve une grande importance, cette recherche ne peut cependant nous renseigner que sur l'un des aspects de la question. C'est l'étude du mécanisme de l'ensemble des corrélations humorales qui, seule, nous permettra d'envisager le problème dans toute sa généralité. Des résultats d'une semblable étude, nous pouvons espérer rationnellement obtenir des conclusions qui nous permettront de comprendre la véritable signification de la physiologie des hormones génitales. La question des hormones sexuelles nous apparaît ainsi comme devant constituer un chapitre important, mais seulement un chapitre, de l'étude des sécrétions internes dans leurs rapports avec les manifestations sexuelles.

Possédons nous en ce moment un ensemble de résultats assez précis et assez abondants pour tenter une généralisation dans le sens que nous venons d'indiquer? Un semblable essai a été fait par RIDDLE (1927, 1929). L'auteur estime qu'il est possible de ranger les diverses hormones en deux catégories: celles qui n'ont aucune relation avec la reproduction et le sexe et celles, plus nombreuses, qui sont en relation avec la reproduction et le sexe. Aux glandes que nous avons étudiées plus haut; hypophyse, thymus, thyroïde, RIDDLE ajoute le lobe antérieur de la glande pituitaire, la corticale surrénale, la glande pinéale. Cet essai de généralisation marque incontestablement une des directions de recherches qui s'imposeront désormais pour la question des hormones sexuelles.

### 5. La spécificité de l'action des hormones sexuelles

Les résultats obtenus par KRIZENECKY et NEVALONNYI (1927) qui, par l'action de la thyroïde chez le poussin mâle, ob-



tiennent sur le caractère sexuel du plumage des effets analogues à ceux que donne l'hormone génitale femelle, nous obligent à poser le problème de la spécificité des hormones sexuelles.

On sait que, chez les Cervidés, le bois du mâle est un caractère sexuel secondaire qui est sous la dépendance du testicule, mais un traumatisme tel que la blessure de l'os frontal peut faire apparaître ce caractère mâle chez une biche. D'autre part, la castration unilatérale amène l'atrophie du bois situé du côté opposé et, d'après ROERIG, une fracture du membre postérieur donnerait le même résultat. Il y a des difficultés considérables à expliquer ces actions par le mécanisme des hormones et dans ce cas, d'ailleurs, la corrélation entre l'hormone sexuelle et le caractère sexuel secondaire n'est pas absolument spécifique.

Dans ses recherches sur le déterminisme des caractères sexuels du Triton, de BEAUMONT (1929) constate les faits suivants: les caractères mâles du Triton, absents chez la femelle, se développent chez celle-ci après la greffe de testicules; d'une façon analogue, les caractères femelles, absents chez le mâle, se forment chez lui après la greffe d'ovaires. Ces faits semblent prouver la spécificité sexuelle de l'hormone génitale.

Toutefois, cette spécificité n'est pas absolue. En effet, les femelles castrées et masculinisées présentent une activité très nette au niveau de l'épithélium de la partie supérieure du canal de MÜLLER, activité qui fait défaut chez les femelles simplement castrées. La région épithéliale envisagée serait donc sensible à l'hormone testiculaire comme elle l'est à l'hormone ovarienne. D'autre part, dans les expériences de l'auteur, le seul mâle castré chez qui la greffe d'ovaire ait réussi présentait une faible activité sécrétoire de ses glandes du cloaque; ici, l'hormone ovarienne avait remplacé l'hormone testiculaire.

BENOIT (1927), dans ses expériences d'ovariotomie sur la Poule, trouve que l'action inhibitrice exercée par l'ovaire peut-être exercée, d'une façon analogue, par le parenchyme testiculaire.

CHAMPY a signalé, chez les Vertébrés inférieurs, toute une série de faits qui montrent que les glandes génitales mâles et femelles ont, à leur période de maturité, une action analogue sur certains caractères sexuels. Reprenant l'étude de cette question, CHAMPY et KRITCH (1925) montrent le parallélisme d'action du testicule et de l'ovaire sur certains phénomènes de développement chez les Oiseaux, en particulier, par l'étude de l'évolution



du tissu muco-élastique de la crête du coq. Ce tissu, qui est un véritable réactif spécifique de l'action hormonique, réagit aussi bien à la glande femelle qu'à la glande mâle.

KOLLMANN (1919) montre que la thyroïdine est capable de remplacer en partie les sécrétions des glandes génitales dans l'évolution de la crête dorsale du Triton.

MURISIER (1923) nous décrit l'histoire d'une Poule qui après avoir présenté tous les caractères de son sexe: ponte et incubation des œufs, se transforma et prit les caractères du Coq. L'autopsie de ce curieux animal révéla l'existence d'un fibrosarcome du ligament de l'ovaire et la présence de nombreux nodules métastatiques à la surface du mésentère et du tube digestif. La tumeur paraoviductaire n'avait pas fait régresser l'ovaire mais avait seulement provoqué un arrêt de croissance de ses éléments. D'autre part, l'examen des viscères ne révéla point la présence de testicules et l'ovaire ne présentait pas la structure d'un ovotestis. L'apparition des caractères sexuels secondaires du type mâle ne peut donc pas se rattacher ici à l'apparition d'un tissu testiculaire et à l'action de l'hormone mâle, elle est une conséquence directe l'action de la tumeur. Les cellules néoplasiques semblent donc bien, dans ce cas, responsables du changement survenu. Elles ont fait apparaître de véritables caractères sexuels secondaires: instinct combattif et instinct sexuel, chant et organes érectiles du Coq.

GSELL-BUSSE (1928) provoque, par des injections de l'hormone femelle, retirée de l'ovaire de truie, les phénomènes caractéristiques du rut chez la femelle du Rat ovariectomisée. Il obtient les mêmes résultats expérimentaux en faisant des injections de taurocholate de sodium. Une injection de 10<sup>mmg</sup> de ce sel provoque l'apparition de l'oestrus au bout de deux jours et une série d'injections pratiquées chaque jour à la dose de 20<sup>mmg</sup> donne, le douzième jour, une hypertrophie caractéristique de l'utérus. Des expériences semblables faites chez le Lapin ont donné les mêmes résultats. En outre, l'injection de taurocholate de sodium au Cobaye mâle entraîne un arrêt du développement des testicules. Ainsi, dans ces diverses expériences, le taurocholate agit comme une hormone femelle et cependant rien ne permet d'identifier ce sel à l'hormone. Nous devons ajouter toutefois que HATERIUS, PFIFFNER et NELSON (1929) n'ont pu obtenir sur le Rat et la Souris le déclenchement de l'oestrus par l'action du taurocholate commercial.

Nous avons signalé, plus haut, à propos des expériences de greffes, que MEISENHEIMER (1911) avait pu obtenir, chez la Grenouille mâle castrée, le développement de la callosité du pouce, non pas seulement par la greffe de testicules mais aussi par des injections d'ovaires. L'action des hormones apparaît ici non plus directe et spécifique comme on l'admet généralement, mais indirecte et générale.

CHAMPY (1924), qui avait autrefois contesté le résultat de MEISENHEIMER, le reconnaît comme exact et il en donne l'explication suivante: «il a agi par l'injection nutritive, il n'a pas apporté là de nouvelle hormone sexuelle» (1929, p. 200). Il nous paraît important de noter l'explication donnée par CHAMPY. Si en effet les actions des hormones génitales peuvent être remplacées par des modifications d'ordre nutritif, les problèmes de la sexualité ne se présentent plus avec l'allure exclusive que les partisans des conceptions hormonales se sont efforcés de leur donner; ils apparaissent plutôt comme des problèmes de métabolisme demandant une étude physico-chimique qui puisse envisager les questions posées sous les aspects les plus divers.

Nous voyons, par les exemples que nous venons d'étudier, qu'il est possible, vis à vis de caractères sexuels aussi divers que les bois du Cerf, les instincts combattifs et sexuels, les organes érectiles du Coq, les caractères sexuels secondaires du Rat, du Lapin, du Cobaye, la callosité du pouce des Batraciens, d'obtenir, par des moyens divers, des actions semblables à celles des hormones sexuelles sur ces caractères. La spécificité de ces hormones est loin d'être absolue; des manifestations sexuelles qui paraissent commandées par elles peuvent aussi être provoquées par des causes différentes. Ces faits nous permettent d'apprécier l'imprudence des auteurs qui pensent pouvoir ramener toutes les manifestations de la sexualité au simple jeu des hormones sexuelles et l'abus véritable qui consiste à déduire d'une manifestation de la sexualité la preuve d'une intervention hormonique.

Cet abus de la notion hormone n'est d'ailleurs pas particulier à la question qui nous intéresse et GLEY, à plusieurs reprises (1913, p. 17; 1914, p. 31; 1921, p. 41) s'est élevé contre ce fait. Ce auteur a fixé les conditions qui lui paraissent indispensables pour déterminer une sécrétion interne. Ces conditions sont de trois catégories; il faut une preuve histologique, une preuve chimique et une preuve physiologique. Les trois preuves deman-

dées par GLEY ne sont pas toujours apportées par les auteurs qui concluent à l'existence des hormones sexuelles et interprètent les phénomènes en se basant sur cette existence. L'étude des Invertébrés, en nous permettant d'apprécier le degré de généralité de l'existence des hormones sexuelles, nous fera comprendre, plus parfaitement encore, l'inconvénient grave de l'abus que nous signalons.

### 6. L'étude des hormones chez les Invertébrés

La recherche des hormones sexuelles chez les Invertébrés a été faite par des procédés analogues à ceux qui ont été décrits pour les Vertébrés. Les auteurs ont utilisé la méthode des castrations et celle des greffes.

*Insectes.* La castration de divers Insectes a été réalisée au stade larvaire. OUDEMANS (1898) a supprimé les glandes génitales des chenilles d'*Ocneria dispar*, il a constaté que les adultes provenant des larves opérées ne présentaient aucune modification de leurs caractères sexuels secondaires. KELLOG (1904) a fait des expériences de castration sur les larves de *Bombyx mori*. Dans les larves de cette espèce, les organes reproducteurs, ovaires ou testicules, sont déjà nettement différenciés alors qu'aucun caractère sexuel secondaire n'a encore fait son apparition. KELLOG détruit les testicules ou les ovaires dans les larves; il constate que cette suppression n'a aucune influence sur le développement des caractères sexuels secondaires.

MEISENHEIMER (1907 à 1910) a repris les expériences de castration sur *Lymantria dispar* et sur *Orygia gonostigma*, il a obtenu les mêmes résultats que les auteurs précédents. En outre, l'auteur a fait des transplantations de glandes génitales, il a greffé les glandes génitales d'un sexe sur les types castrés du sexe opposé et a pu constater qu'aucune modification des caractères sexuels secondaires somatiques ou psychiques ne se produit. La glande génitale des Insectes n'a aucun effet inhibiteur ou déterminant sur les caractères sexuels du soma.

REGEN (1909, 1910) opère la castration sur les larves du Grillon *Gryllus campestris*, il constate que cette opération n'entraîne, ni chez le mâle, ni chez la femelle, de modifications dans le développement ou les mœurs. LA BAUME (1910) a refait les expériences de MEISENHEIMER sur les Papillons, castration et transplantation de glandes génitales; il a obtenu les mêmes ré-

sultats. Si, de plus, parallèlement aux opérations précédentes, on pratique l'ablation du disque imaginal d'une aile, celle-ci est régénérée et présente des caractères normaux. Les instincts sexuels sont conservés. Il résulte de ces expériences que les caractères sexuels secondaires se trouvent déterminés d'une façon aussi précoce que le sexe.

KOPEC (1910 à 1913) a fait de nombreuses expériences de castrations et de greffes sur diverses espèces d'Insectes: *Lymantria dispar*, *Bombyx mori*, *Pieris brassicae*, *Pieris napi*, *Euproctis chrysorrhea*, *Stilpnotia salicis*, *Porthesia similis* etc., il a constaté, comme les autres auteurs, que les caractères sexuels secondaires étaient indépendants des glandes génitales. Les résultats de KLATT (1919) sont également du même ordre. Quand on transplante sur des chenilles castrées les glandes génitales de chenilles de l'autre sexe, ces glandes peuvent se développer sur le soma hétérologue et arriver à maturité. Or, ni les mâles pourvus d'ovaires, ni les femelles pourvues de testicules, n'ont subi de modifications dans leurs caractères sexuels somatiques ou psychiques originels.

PRELL (1915) a obtenu, il est vrai, des résultats un peu différents de ceux indiqués plus haut. Il pense que, chez certaines espèces de Papillons, la castration ou la greffe de glandes hétérologues peut exercer une influence sur les caractères sexuels secondaires. Ces résultats, qui reposent d'ailleurs sur un nombre trop restreint d'expériences, ne concerneraient que certaines espèces. Ils ne peuvent infirmer la notion générale qui se dégage des résultats concordants exposés ci-dessus; résultats qu'une série d'autres expériences vient encore confirmer.

Les travaux de STECHE (1912), de GEYER (1913) montrent que la castration, la transplantation des gonades et la transfusion du sang, chez les larves de Lépidoptères, n'ont aucune influence sur la différence sexuelle qui existe dans la couleur de l'hæmolymphe. Les recherches de KOPEC (1922) sur la transplantation des germes des ailes dans les chenilles du sexe opposé montrent aussi très nettement que, chez les Insectes, le corps tout entier (soma) est différencié sexuellement dès le début de la vie.

C'est encore une preuve nouvelle de l'existence d'une véritable sexualisation somatique, chez les Insectes, qui est apportée par les expériences de castrations très précoces.



On pouvait, en effet, faire à certaines expériences de castration l'objection suivante. N'est ce pas parceque la détermination des caractères sexuels se trouve être, dans le groupe des Insectes, particulièrement précoce que les expériences de castration n'ont aucune influence. Les glandes génitales, quoique encore à l'état d'ébauche, n'ont elles pas déjà déterminé l'orientation des caractères sexuels secondaires quand l'expérimentation intervient? Les résultats des expériences sur les œufs d'Insectes enlèvent à cette objection toute valeur.

L'œuf de certains Insectes présente, au début de son développement, une localisation visible de la région qui donnera, plus tard, les cellules germinales; cette localisation s'effectue par l'accumulation de granulations chromatiques à l'un des pôles de l'œuf. HEGNER supprime, par piqûre suivie de la sortie d'une partie du cytoplasma, ou par cautérisation, le pôle postérieur des œufs de Coléoptères. La région où apparaissent les cellules germinales se trouve ainsi détruite. Les larves données par les œufs ainsi traités sont privées de l'ébauche des glandes génitales. Celles qui arrivent jusqu'au stade adulte ressemblent aux Insectes normaux, elles ont des caractères sexuels bien déterminés et cependant elles ne possèdent pas de cellules germinales.

Au moyen des rayons ultraviolets, GEIGY (1928) détruit, électivement, la zone des cellules germinales, au moment où cette zone se trouve placée au pôle postérieur dans les œufs de *Musca domestica*. Il obtient ainsi un certain nombre de larves qui se développent, subissent la métamorphose et donnent des mouches bien vivantes, normales à tous les points de vue, mais castrées. En l'absence de cellules germinales fonctionnelles, le mésoderme forme les parties non reproductrices des gonades (gainés, capsules) exactement comme dans le cas normal. Les castrats présentent des armatures, des voies génitales, des réceptacles séminaux, des glandes accessoires etc. . . entièrement normaux. Ces caractères sexuels secondaires se développent donc d'une façon complètement indépendante de la glande génitale.

Divers Insectes, sous l'influence de parasites, subissent une atrophie partielle des glandes génitales et une modification de leurs caractères sexuels secondaires. Les femelles d'*Andrena* parasitées par les *Stylops* prennent la coloration jaune de la face qui caractérise les mâles (J. PÉREZ, 1886). Chez les *Typhlocyba*, parasités par des larves d'Hyménoptères ou de Diptères, GIARD



(1889) a signalé des faits analogues. Mais, dans l'un et l'autre cas, la modification des caractères sexuels secondaires n'est pas une conséquence de la régression des glandes génitales. Il n'y a rien de comparable au mécanisme des hormones des Vertébrés. Etant donné que la régression des organes génitaux n'est pas totale, d'après ce que nous savons sur le minimum efficace, la quantité de glande génitale qui reste serait, semble-t-il, suffisante pour maintenir les caractères sexuels secondaires, si tout se passait comme chez les Vertébrés.

Les constatations de KORNHAUSER (1919) ne laissent d'ailleurs aucun doute à cet égard. L'Hémiptère *Thelia bimaculata* est parasité par *Aphelopus theliae*. Le mâle parasité peut prendre tous les caractères d'une femelle, tout en conservant des testicules normaux avec spermatozoïdes et l'auteur a constaté qu'un mâle, ayant acquis tous les caractères du soma de la femelle par l'action du parasitisme, avait cependant conservé des gonades du type mâle avec le complexe chromosomique caractéristique de ce sexe. Les changements de caractères sexuels du soma se montrent donc indépendants de l'évolution des cellules germinales.

L'ensemble des résultats acquis sur le groupe des Insectes nous permet de formuler les deux conclusions suivantes: 1<sup>o</sup> Malgré les très nombreuses expériences tentées dans le but de déceler les hormones génitales, dans ce groupe, aucun résultat n'a pu être obtenu. Les Insectes sont dépourvus d'hormones sexuelles. 2<sup>o</sup>. Les cellules somatiques des Insectes ont des caractères de sexualité qui leur sont propres. Il y a une véritable sexualisation somatique qui se révèle indépendante de l'action des glandes génitales.

*Crustacés.* Chez les Crustacés, les études faites sont moins nombreuses que pour les Insectes, mais, là encore, aucune démonstration de l'existence d'hormones génitales n'a été apportée. Dans les cas les plus favorables à l'hypothèse de l'hormone, ceux chez lesquels le développement des caractères sexuels secondaires est parallèle à l'activité des glandes génitales, comme cela est réalisé chez les Isopodes, la relation n'est pas établie et VANDEL (1924) se demande s'il y a entre les gonades et les caractères sexuels secondaires une relation directe, ou si, au contraire, le développement des gonades et des organes sexuels se trouve sous la dépendance d'un facteur commun réglant l'apparition de tous les caractères sexuels.

Des expériences de transplantations faites par MORGAN (1920), il résulte que les caractères sexuels secondaires des Crabes *Gelasinus* ne sont pas modifiés par la transplantation de fragments de testicules ou d'ovaires à des individus de sexe opposé. Il semble donc y avoir, chez les Crustacés comme chez les Insectes, une indépendance des caractères sexuels somatiques et des glandes génitales.

GIARD (1886) a montré que les Crabes mâles parasités par une Sacculine prennent les caractères sexuels secondaires des femelles. CH. PÉREZ (1928) trouve que chez le *Macropodia* parasité par la Sacculine, il n'y a pas d'action perturbatrice sur la morphologie des femelles, tandis que l'abdomen des mâles est modifié à des degrés divers dans le sens femelle.

Les recherches de SMITH (1906—1913) sur les modifications qu'entraîne le parasitisme de *Sacculina neglecta* sur le Crabe *Inachus mauritanicus* nous apportent des résultats fort importants. Le parasitisme peut entraîner une réduction de la glande génitale mais l'animal étant débarrassé de son parasite, la glande régénère ; elle peut alors développer indifféremment des œufs et des spermatozoïdes. Normalement, la teneur du sang en graisses est plus élevée chez le Crabe femelle, environ trois fois plus, que chez le Crabe mâle, or, quand on fait l'analyse du sang d'un Crabe mâle qui a acquis des caractères sexuels secondaires du type femelle, on trouve que la teneur de son sang en graisse se rapproche précisément de celle de la femelle normale. ROBSON (1911) a confirmé et généralisé ces résultats.

Une question importante se pose au sujet des constatations faites sur les Crabes parasités. L'apparition chez le mâle parasité des caractères sexuels secondaires de la femelle ; forme de l'abdomen, des appendices etc. . . , est elle la conséquence d'une castration parasitaire dont le mécanisme pourrait alors s'expliquer, par analogie avec ce que nous avons vu chez les Vertébrés, par l'action d'une hormone ? La réponse est négative. COURRIER (1921) a étudié un grand nombre de Crabes mâles parasités par la Sacculine et ayant acquis, de ce fait, des caractères sexuels secondaires du type femelle. Il conclut de ses recherches que, chez les Crabes, les caractères sexuels secondaires peuvent être entièrement modifiés malgré la présence d'une glande séminale qui fonctionne normalement.

Ainsi, aucune des recherches faites sur les Crustacés n'apporte d'argument favorable à l'existence, dans ce groupe, des hormones sexuelles. Par quel mécanisme devons nous alors expliquer les modifications constatées dans les caractères sexuels secondaires chez les Crabes parasités ? Les travaux de SMITH nous apportent une interprétation. Pour cet auteur, les modifications des caractères sexuels secondaires sont provoquées par la perturbation du métabolisme ordinaire du Crabe sous l'influence du parasite. Il y a, en effet, une augmentation de la teneur en graisse dans le sang du Crabe parasité et cette teneur se rapproche précisément de celle du sang normal de la femelle.

On a fait autrefois à la conception de SMITH une objection relative à l'ordre de succession et à la corrélation des phénomènes constatés, comme cette objection a encore été reprise, tout récemment, nous allons nous y arrêter. La composition du sang peut bien effectivement être la cause du changement de sexe, «mais il est possible que le changement de composition du sang ne soit lui même qu'une conséquence de l'inversion sexuelle» (AUEL, 1929, p. 303).

Remarquons d'abord que si les deux interprétations sont théoriquement possibles, elles sont loin d'avoir les mêmes chances d'exprimer la vérité, car si nous acceptons la deuxième interprétation, à savoir, le changement du sang envisagé comme une conséquence de l'inversion sexuelle, nous sommes obligés d'admettre aussi l'hypothèse de l'hormone sexuelle, seul moyen pour nous de concevoir l'action de l'inversion sexuelle sur le sang; mais nous venons de voir précisément qu'il n'y a aucun argument en faveur de l'existence de cette hormone. Nous avons ainsi d'excellentes raisons pour préférer la conception de SMITH qui, à la lumière des faits exposés ci dessus, nous apparaît comme la plus vraisemblable. Mais, il n'est même pas question de degré de vraisemblance en cette affaire et nous ne pouvons pas du tout conserver une position éclectique entre les deux interprétations, même en faisant pencher la balance pour celle de SMITH, car nous avons véritablement le moyen de fixer définitivement notre choix.

Pour savoir si réellement c'est bien le parasitisme qui est la cause primitive et directe de l'apparition des graisses dans l'organisme et non point l'état sexuel, il nous faudrait savoir si, chez les Arthropodes, le phénomène du parasitisme peut, indépendamment

de toute modification dans la sexualité, provoquer directement une formation supplémentaire de graisses dans l'organisme atteint. Cette constatation a été faite. Nous avons montré (JOYET-LAVERGNE, 1925, b) que le parasitisme provoque, chez un Arthropode, la genèse de lipoides et de graisses, sans aucune modification dans la sexualité. La présence, dans l'intestin d'une Scolopendre, de parasites Sporozoaires (Grégarines et Coccidies) entraîne comme conséquence un enrichissement en lipoides et graisses des cellules de l'intestin de l'hôte et la distribution, dans l'épithélium, de ces lipoides et graisses est en rapport direct avec la topographie et le degré du parasitisme. L'un et l'autre des deux parasites, Grégarine ou Coccidie provoque une hypersécrétion de lipoides et graisses dans les cellules de l'hôte. La genèse des graisses apparaît ici comme une conséquence directe de l'action du parasite, action tout à fait comparable à celle que la Sacculine exerce sur le Crabe.

L'interprétation donnée par SMITH est donc la seule interprétation justifiée. Les perturbations de la sexualité qui apparaissent chez les Crabes parasités sont les conséquences des modifications du métabolisme de ces êtres. Le lien direct ainsi établi entre le métabolisme et la sexualité est un fait important qui dépasse le cadre de l'étude des hormones chez les Crustacés et nous aurons l'occasion d'y revenir.

*Nematodes.* DRAGOÏU et FAURÉ-FREMIET (1920) ont décrit un *Ascaris megalocephala* adulte de 20<sup>cm</sup> de longueur qui présentait tous les caractères sexuels d'une femelle et qui était cependant tout à fait dépourvu de toute trace de cellules germinales. L'étude histologique de cet *Ascaris* a été assez complète pour qu'il ne puisse y avoir le moindre doute à ce sujet. La paroi de l'ovaire contenait tous les éléments normaux: la cuticule externe et le revêtement interne des cellules allongées. La substance contenue dans la lumière du tube avait les mêmes caractères chimiques et histologiques que le mucus des femelles normales. Les parois de l'oviducte et de l'utérus possédaient leurs éléments caractéristiques: cellules fusiformes et cellules à villosités. Cependant, malgré une étude très minutieuse, les auteurs n'ont pu mettre en évidence la moindre trace des cellules sexuelles, oogonies ou oocytes. Ainsi, malgré l'absence de cellules génitales, les caractères sexuels de cette femelle étaient normaux. Nous pouvons donc envisager la possi-



bilité de l'existence d'une sexualisation somatique comme un fait très vraisemblable dans le groupe des Nématodes.

*Lombriciens.* Les Lombriciens sont des organismes hermaphrodites. On peut distinguer dans leur organisme la partie mâle comprenant les organes génitaux: testicules, vésicules séminales, canaux évacuateurs, et la partie femelle formée par les ovaires, les réceptacles ovariens, les oviductes. Les différenciations glandulaires de la peau qui apparaissent à la puberté peuvent être considérées comme des caractères sexuels secondaires; les glandes de la peau ventrale étant des caractères mâles, tandis que la partie saillante dorsale et latérale du clitellum représente des caractères sexuels femelles. AVEL (1927 à 1929) a fait une série de recherches sur le déterminisme de ces caractères sexuels secondaires chez quelques espèces de Lombrics. Il a utilisé la méthode des castrations, la méthode des greffes et a étudié, en outre, l'influence des conditions de nutrition. Il arrive aux conclusions suivantes. La castration chez les Lombriciens n'empêche pas l'évolution des caractères sexuels secondaires anatomiques et physiologiques. Malgré leur concordance constante d'évolution, les glandes génitales et les caractères sexuels secondaires sont indépendants les uns des autres; un même facteur déterminerait d'une façon indépendante l'activité des glandes et le développement des caractères sexuels.

Le facteur déterminant de la sexualité est-il une hormone? Les expériences sur la nutrition permettent de penser que les modifications des humeurs qui règlent les manifestations de la sexualité chez les Lombriciens sont sous la dépendance étroite de facteurs nutritifs; en effet, l'inanition ou même la sous alimentation empêchent le développement des caractères sexuels. La puberté consisterait alors, soit en un changement dans les propriétés des glandes génitales et des caractères sexuels secondaires qui rendrait ces organes sensibles désormais aux variations périodiques de la nutrition, soit en un changement dans le métabolisme général des animaux. On voit donc que, chez les Lombriciens, l'existence d'une hormone est purement hypothétique et tous les faits constatés peuvent s'expliquer plus simplement par le jeu des facteurs nutritifs. «C'est donc en dernière analyse l'appétit qui tient sous sa dépendance, au moins chez *Allobophora terrestris* et *Allobophora longa*, toutes les manifestations de la sexualité chez l'adulte» (AVEL, 1929, p. 313).



## 7. Conclusions

L'étude des hormones sexuelles vient donc confirmer, préciser et généraliser la notion de sexualisation somatique qui s'était dégagée des résultats exposés dans le chapitre précédent. La notion de sexualité se trouve élargie. Il apparaît que des caractères sexuels peuvent se manifester dans le soma sans être cependant sous la dépendance directe des cellules germinales.

D'autres conclusions se dégagent également de cette étude. Si les hormones sexuelles constituent, là où leur existence a été démontrée, des différences physiologiques importantes, le mécanisme de leur action nous échappe encore en partie, il paraît être assez complexe et difficile à dégager de l'ensemble des corrélations humorales de l'organisme. Il est imprudent d'attribuer aux hormones la spécificité rigoureuse des manifestations sexuelles puisque d'autres facteurs (modifications dans la nutrition, injections de diverses substances, traumatismes etc. . .) peuvent produire, dans l'organisme, les mêmes effets que ceux causés par les hormones génitales. D'autre part, il existe de nombreux groupes pour lesquels la démonstration de l'existence des hormones n'a pas été faite.

Nous avons pris soin de noter, au début de ce chapitre, les raisons pour lesquelles on peut penser que l'existence des sécrétions internes est un fait très général. Il semblerait donc rationnel de concevoir qu'une image des phénomènes généraux de la sexualité puisse s'appuyer sur la notion des hormones sexuelles. C'est peut-être là une des causes de l'emprise exercée sur beaucoup de chercheurs par l'habitude d'invoquer les hormones sexuelles pour expliquer les phénomènes constatés. Même quand ils viennent d'apporter des preuves expérimentales montrant l'inexistence de l'hormone génitale en ce qui concerne la glande sexuelle, les auteurs essayent de localiser ailleurs l'hormone hypothétique que la glande génitale n'a pas révélée (COURRIER 1922). Cependant l'étude que nous venons de faire montre bien que toute explication générale des phénomènes sexuels par le mécanisme des hormones fait en réalité une généralisation illégitime.

Toutefois, une généralisation, même illégitime, peut, dans certains cas, être fructueuse par les recherches qu'elle stimule pour la vérification des conceptions élaborées et nous avons de nombreux exemples des heureux effets apportés aux progrès des sciences par l'élaboration de conceptions qui, à l'origine, repo-

saient sur des généralisations prématurées. Nous devons donc nous demander quelle est la valeur de la conception des hormones au point de vue de l'orientation et du progrès des recherches.

L'introduction de l'hypothèse des hormones dans l'étude des phénomènes de la sexualité n'a pas toujours pour résultat de stimuler la recherche, par les auteurs, de la substance hormonique dont l'existence leur paraît probable. Dans la plupart des cas, elle permet simplement d'imaginer les liens qui peuvent exister entre les faits constatés et d'en donner une explication cohérente.

L'explication par l'hypothèse des hormones a le grand avantage de pouvoir se rattacher au phénomène très général des sécrétions internes, mais elle a l'inconvénient très grave de reposer sur des connaissances encore trop vagues. C'est parceque nous ne connaissons rien de très précis sur les hormones que les explications données avec leur mécanisme d'action sont si faciles à imaginer et à adapter aux diverses circonstances. Il est toujours possible d'expliquer les phénomènes constatés, même les plus complexes, par l'apparition de substances indéterminées dont on règle le mode d'action, la disparition, l'intensité, sans qu'aucun contrôle expérimental puisse permettre de savoir dans quelle mesure l'imagination ne dépasse pas la réalité; mais l'explication donnée risque fort d'être purement verbale et de retarder les progrès de la science. Volontiers nous appliquerons à l'utilisation qui a été faite de la notion d'hormones dans les phénomènes de la sexualité la réflexion d'ESOPE sur la langue: «elle est la meilleure ou la pire des choses.»

Le cas de la Kastrhormon va nous montrer combien ce mode d'explication, si tentant, peut cependant être illusoire. On a constaté, sur les Rats, que quand on unit en parabiose un animal châtré avec un animal infantile, il se produit, chez ce dernier, une puberté précoce. Quelle fut la première explication donnée de ce phénomène? GOTO(cité d'après MARTINS 1929) imaginel'existence d'une hormone particulière secrétée uniquement dans l'organisme des animaux castrés, une «Kastrhormon» et, ainsi, tous les phénomènes constatés avaient une explication facile. On peut même imaginer que des phénomènes beaucoup plus complexes aient apparu à la suite de la parabiose, tous, incontestablement auraient pu être expliqués par ce procédé. L'hormone était évidemment douée d'une puissance explicative d'autant plus considérable, qu'étant purement hypothétique, elle pouvait recevoir ultérieure-

ment tous les attributs que les constatations expérimentales auraient pu exiger.

En rapprochant les faits constatés dans la parabiose de ceux obtenus par l'action des substances provenant du lobe antérieur de l'hypophyse les recherches de KALLAS (1929) et celles de MARTINS (1929) ont montré qu'il y avait, pendant la parabiose, passage des substances hypophysaires d'un organisme à l'autre. Les phénomènes de précocité observés dans la parabiose sont identiques à ceux qu'on observe après la transplantation du lobe antérieur de l'hypophyse. KALLAS a même pu retrouver des phénomènes d'hyperféminisation chez un mâle en parabiose porteur d'une greffe ovarienne, phénomènes tout à fait semblables à ceux obtenus par l'administration sous la peau d'un extrait d'hypophyse à un mâle porteur de greffe ovarienne. Les modifications sexuelles constatées pendant la parabiose sont donc, très probablement, dues à l'action de l'hormone hypophysaire: l'hypothèse de la «Kastrhormon» ne pouvait donner qu'une explication illusoire.

Nous avons vu, dans l'étude des Invertébrés, qu'aucun des résultats obtenus dans les recherches n'était favorable à l'hypothèse des hormones, mais que les phénomènes constatés pouvaient parfois s'expliquer par le jeu des facteurs nutritifs. Dans l'étude des Vertébrés, même dans les groupes où nous avons reconnu l'existence des hormones sexuelles, nous avons noté que la non spécificité de ces hormones nous obligeait à prendre des précautions dans l'interprétation des phénomènes, puisque diverses perturbations dans la nutrition pouvaient provoquer les mêmes effets que les hormones. Les liaisons par le mécanisme des hormones constituent des mécanismes de corrélations qui, d'après tout ce que nous venons de voir, ne sont ni généraux, ni primitifs, ni nécessaires.

Si donc nous voulons comprendre tous les phénomènes constatés, tant chez les Invertébrés que chez les Vertébrés, dans une explication générale, nous sommes obligés de dire que les diverses manifestations de la sexualité sont en corrélation avec des différences dans le métabolisme, l'existence des hormones sexuelles étant simplement une des formes de ces différences.

Peut-être la conception que nous venons d'indiquer paraîtra-t-elle par trop vague. A cette objection nous répondrons que les progrès des recherches consisteront justement à apporter des précisions nouvelles sur ces différences de métabolisme en rapport

avec le sexe et que, d'ailleurs, les chapitres suivants éclaireront un peu la question. Dans les précisions nouvelles que nous envisageons, les hormones pourront avoir leur place, elles devront même avoir leur place, mais on pourra songer aussi à d'autres différences et nous ne voyons à cette position de l'esprit, vis à vis des problèmes de la sexualité, que des avantages.

---

## CHAPITRE VI

# LES DIFFÉRENCES SEXUELLES PHYSICO-CHIMIQUES

1. Les différences entre les gamètes et les différences entre les glandes génitales. 2. Les différences entre les organismes: (a) différences globales, (b) différences entre les organes ou les tissus, (c) différences dans le sang ou les humeurs. 3. Les rapports entre les caractères des glandes génitales et les qualités chimiques sexuelles. 4. Les différences physico-chimiques sexuelles chez les végétaux. 5. Conclusions.

L'étude des différences physico-chimiques sexuelles peut-être envisagée à divers points de vue. Le sujet que nous traitons comporte l'examen du problème sous ses divers aspects. Nous pouvons tout d'abord étudier les différences physiques ou chimiques qui distinguent le gamète ou la glande génitale d'un sexe du gamète ou de la glande génitale de l'autre sexe. Les différences sexuelles physico-chimiques peuvent être ensuite envisagées, dans les organismes, en faisant apparaître, par la comparaison des humeurs ou des tissus homologues, les qualités physiques ou chimiques qui peuvent se rattacher à la nature du sexe.

La double comparaison ainsi établie, d'une part entre les gamètes ou les glandes, d'autre part entre les organismes porteurs de ces gamètes nous permettra d'envisager les rapports qui peuvent exister entre les qualités chimiques de la glande génitale et les caractères de l'organisme qui la possède. L'état actuel de nos connaissances sur ces sujets nous obligera à étudier séparément le règne animal et le règne végétal.

### 1. Les différences entre les gamètes et les différences entre les glandes génitales

(a) *Différences physiques.* — KUCKUCH (1905) se basant sur quelques observations superficielles relatives aux proportions des



sexes obtenus dans diverses circonstances a cru pouvoir émettre une théorie générale du déterminisme du sexe. Dans cette théorie l'auteur suppose, sans apporter d'ailleurs aucune preuve expérimentale, que les cellules sexuelles sont formées de colloïdes qui portent des charges électriques de signe opposé, suivant le sexe considéré.

Des différences physiques entre les gamètes ont été étudiées en vue du phénomène de la fécondation et pour essayer de trouver l'explication de ce phénomène. C'est ainsi que LLOYD (1928) a établi qu'au moment de la fusion des gamètes, chez l'algue *Spirogyra*, la pression osmotique diminue à l'intérieur du gamète mâle, elle tombe à 0.05 M. tandis que le gamète femelle garde une pression approximative de 0.25 M. Il existe d'autres travaux qui ont abordé la question à un point de vue moins particulier, nous allons en faire l'étude.

Un certain nombre de recherches ont déjà été faites pour déterminer les qualités électriques des diverses catégories de cellules végétales et animales et les cellules sexuelles ont fréquemment été l'objet d'une attention particulière.

KELLER (1902) a étudié l'état électrostatique du pollen et de l'ovule des Végétaux par la méthode de l'électromètre à cadran et par les réactions des colorants. Il a poursuivi ses recherches avec la collaboration de J. WINTERNITZ, ROLAND LA GAUDE, J. MAYER, T. PETERFI, J. GICKLHORN. Des méthodes nouvelles et plus précises ont été utilisées, en particulier celle des micro-électrodes non polarisables de PETERFI. Cet auteur a pu introduire les microélectrodes dans l'intérieur des ovules d'*Axolotl*. Le lecteur trouvera des renseignements détaillés sur ces diverses recherches dans les publications de KELLER (1920, 1921, 1925).

Récemment, GICKLHORN et UMRATH (1928) ont donné la description d'une installation pour les mesures précises du potentiel électrique des cellules. Parmi les types cellulaires étudiés se trouvent les cellules du pollen de Tulipe.

Les résultats obtenus par tous ces auteurs confirment et précisent ceux que KELLER avait annoncés en 1902. Dans l'ensemble, ils font ressortir que la cellule femelle serait vraisemblablement électropositive. Les faits sont en réalité trop complexes pour pouvoir être exprimés en formules brèves. Il y a lieu de distinguer l'état électrique des diverses parties de la cellule. Si

le noyau générateur du grain de pollen et celui du spermatozoïde apparaissent nettement électronégatifs, l'étude de la cellule femelle n'a pas donné des résultats aussi précis. On peut cependant faire apparaître des zones électropositives dans cette cellule et cela, plutôt dans le protoplasma que dans le noyau.

VLÈS et NOUEL (1921) et VLÈS (1924) ont appliqué les données apportées par l'étude de la cataphorèse et par les phénomènes de floculation à la détermination de la charge électrique des produits sexuels d'un Oursin (*Paracentrotus lividus*). Ils ont obtenu les résultats suivants: Le spermatozoïde se comporte, par la floculation aux ions  $H^+$ , comme possédant une charge apparente de floculation négative de l'ordre de  $-10^{-10}$  coulombs. La charge totale est vraisemblablement beaucoup plus forte. L'œuf vierge dégangué équivaut par la floculation aux ions  $OH^-$  à une charge de floculation de  $+10^{-6}$  coulombs, plus forte en valeur absolue que la charge de floculation et probablement que la charge totale du spermatozoïde. Il y a augmentation de la charge apparente de l'œuf par la fécondation. Ce fait, en apparence paradoxal puisque l'arrivée du spermatozoïde négatif eût dû abaisser la charge de l'œuf positif, peut-être attribué au remaniement de la paroi de l'œuf.

On voit que, dans l'ensemble, ces divers résultats présentent une certaine concordance et permettent d'envisager que les gamètes mâles et femelles pourraient avoir des signes différents de charges électriques. Une théorie générale de la sexualité dans laquelle l'association des charges positives caractériserait la sexualité femelle et l'association des charges négatives serait au contraire caractéristique de la sexualité mâle a été imaginée par CHARLES HENRY. Rappelant cette théorie, GENEVOIS (1926), signale certaines réactions colorantes de tissus végétaux qui paraissent en accord avec une telle conception. Cependant, les résultats obtenus jusqu'à ce jour dans les mesures faites sur les divers tissus ne sont pas favorables à la théorie car presque toutes les cellules des plantes et des animaux paraissent être électro-négatives pendant la vie normale.

La question de la charge électrique des cellules est d'ailleurs une question complexe. HEILBRUNN (1928) en a fait une étude fort complète dont nous détachons la conclusion suivante: «Our discussion has shown that the granules in the cytoplasm of

living cells bear a positive charge, that the materials of the nucleus have a negative charge, and that the surface of the cell is usually charged negatively» (p. 183).

L'intérêt des recherches relatives aux différences d'état électrique qui peuvent exister entre les cellules sexuelles est incontestable, mais les résultats obtenus jusqu'ici ne permettent encore aucune généralisation.

(b) *Différences chimiques.* — Les travaux concernant les qualités chimiques des glandes génitales ou des cellules sexuelles sont plus nombreux que ceux qui traitent des qualités physiques et ils nous apportent des renseignements plus précis. Des analyses faites sur divers Vertébrés, hareng, rat, porc, mouton, taureau, homme, il résulte, d'après les recherches de BERTRAND et VLADESCO (1921), que la teneur en zinc est particulièrement élevée dans l'appareil reproducteur mâle. Chez l'homme, cette teneur est plus forte dans la prostate que dans les testicules et le sperme; elle peut atteindre 2 grammes par Kilogramme de matière sèche. Le zinc semble capable d'intervenir dans la régulation des sécrétions internes.

HUGOUNENQ (1904) a fait l'étude comparée des produits sexuels mâles et femelles du Hareng (*Clupeus Harengus*). Il montre, qu'à côté de certains constituants chimiques communs, il y a des composés distincts, particuliers à chaque sexe. Dans le sperme, il y a une nucléalbumine et une protamine. La constitution de cette dernière substance est dominée par l'abondance de l'arginine, forte base qui constitue plus des  $\frac{4}{5}$  de la protamine. Dans l'œuf, au contraire, il existe une albumine complexe, faiblement acide et voisine des vitellines du jaune d'œuf des Oiseaux.

GILL (1927) a fait l'étude des amino-acides des protéines du Hareng aux diverses phases de la maturité. Il extrait, chez les mâles et chez les femelles, les protéines des muscles, des testicules et des ovaires et y dose séparément l'azote monoaminé et l'azote diaminé. La composition de la protéine des ovaires est très voisine de celle des muscles. L'une et l'autre se modifient de la même façon à mesure que la maturité avance. Il y a pour les deux un léger accroissement de l'azote diaminé (arginine et histidine surtout) et une légère décroissance de l'azote monoaminé. La

protéine des testicules diffère beaucoup de celle des ovaires; elle est beaucoup plus riche en azote diaminé, particulièrement en arginine et la prédominance de l'azote diaminé augmente beaucoup avec la maturité.

Les résultats de HUGOUNENQ et ceux de GILL concordent donc pour montrer l'abondance de l'arginine dans le sperme de Hareng, alors que l'ovaire en renferme toujours moins. Il faut rapprocher de ces résultats les constatations faites par CHAUDHURI (1927) sur la répartition de l'arginase dans l'organisme de l'Oiseau. Cet auteur a étudié la teneur des divers organes en arginase. Il trouve que si cette diastase se rencontre avec le maximum d'abondance dans le rein, le testicule est ensuite parmi les organes qui en renferment le plus. Certains organes en sont dépourvus (thyroïde, thymus rate . . .) or parmi ces organes ainsi privés d'arginase se trouvent précisément l'ovaire, l'oviducte et les œufs qui n'en contiennent pas trace.

RUSO (1926 a, b) a étudié la constitution chimique des glandes génitales de l'Oursin *Strongylocentrotus lividus* au point de vue de la teneur en acides aminés du testicule et de l'ovaire, en examinant ces organes aux diverses phases de leur cycle fonctionnel. Si nous comparons les résultats des analyses concernant chacun de ces organes, nous voyons que l'ovaire et le testicule, dans leur stade d'immaturité fonctionnelle, quand ils ont une structure semblable, présentent une similitude assez grande quant aux valeurs totales d'azote, mais il y a, toutefois, d'assez grandes différences quant à la composition des substances azotées. Ces différences deviennent plus importantes encore à mesure que se développe le processus de maturation.

Au cours de ce processus de maturation, l'azote protéique du testicule augmente beaucoup et la nature de la protéine qui se forme diffère considérablement de celle de la protéine préexistante; le pourcentage de la base augmente, celui de l'azote monoaminé diminue. Le rapport  $\frac{\text{N monoaminé}}{\text{N basique}}$  s'abaisse beaucoup et devient voisin de l'unité.

Dans l'ovaire, pendant la phase de maturation, l'azote protéique augmente; toutefois, il augmente moins que pour le testicule. La protéine change également de nature mais d'une façon moins profonde que dans l'organe mâle. Il en résulte, qu'ici, le

rapport  $\frac{N \text{ monoaminé}}{N \text{ basique}}$  varie relativement peu. Les proportions des divers acides aminés: arginine, lysine, cystine . . . . varient dans chaque organe aux diverses phases de l'évolution.

Ces études de Russo nous montrent toute la complexité du problème des différences chimiques entre les glandes génitales. Il ne suffit certainement pas de comparer les qualités chimiques des organes d'une même espèce, il faut encore tenir compte du stade de maturation de ces organes. C'est, en définitive, l'évolution chimique comparée des glandes, au cours de leur vie, qu'il nous faudrait connaître.

Il est certainement tout à fait désirable que des recherches, dans les groupes les plus divers, soient entreprises sur les différences chimiques des glandes génitales de chaque sexe au cours de leurs développements. Il y a là un champ d'activité analogue à celui qui s'est ouvert, il y a quelques décades, dans le cadre histologique et cytologique. On sait combien ces dernières recherches ont été fructueuses et combien les résultats obtenus ont été utiles, non seulement pour la solution des divers problèmes de la sexualité, mais aussi par les progrès de la Biologie. Il est possible que des études comparatives analogues, faites, cette fois, au point de vue chimique, apportent à la science une moisson aussi fructueuse. Il faut souhaiter, toutefois, pour la rapidité des progrès, qu'une certaine coordination se manifeste dans ces travaux, quant aux buts de recherches et aux méthodes utilisées. Cette coordination, en facilitant la comparaison des résultats obtenus dans les divers groupes, hâtera la genèse de la vue d'ensemble qui pourrait se dégager des études chimiques comme elle s'est dégagée autrefois des recherches cytologiques sur ce sujet.

Des résultats acquis jusqu'à ce jour nous pouvons seulement tirer la conclusion suivante; c'est qu'il existe des différences importantes entre les glandes sexuelles mâles et femelles d'une espèce, quant à la nature et l'évolution chimique des protéines de ces glandes.

Les conclusions ainsi énoncées reposent sur des travaux qui portent seulement sur quelques groupes. Nous avons cependant des raisons de croire que ces conclusions possèdent, très probablement, une assez grande généralité et ainsi leur importance se trouve notablement accrue. Les raisons auxquelles nous faisons allusion se dégagent de certaines recherches sur la composition



chimique des œufs, recherches que nous allons maintenant examiner.

HUGOUNENQ (1906, b) fait l'étude chimique comparée de l'albumine extraite des œufs du Hareng et de la vitelline de l'œuf de Poule. Il trouve dans les deux analyses les mêmes acides aminés: «chez l'Oiseau et chez le Poisson, l'albumine du vitellus est donc construite des mêmes matériaux, suivant des proportions comparables, sinon très voisines, pour les deux espèces. Les molécules semblent élaborées sur le même plan».

TERROINE et BARTHÉLÉMY (1921, a) ont déterminé la composition de l'œuf de la Grenouille rousse *Rana fusca*. Ils ont constaté la remarquable fixité des œufs ovariens à l'époque de la ponte. La composition, toujours identique, ne dépend en rien de l'état physiologique, âge, poids, etc. . . . de la femelle productrice. La composition d'un œuf de Grenouille est donc une valeur parfaitement déterminée. D'après l'ensemble des analyses cette composition est la suivante:

Eau . . . . .	59,3
Matières protéiques . . . . .	27,9
Substances grasses . . . . .	8,57
Cholestérine . . . . .	0,62
Insaponifiable X . . . . .	1,68
<hr/>	
total 98,07	

On voit que la matière organique de l'œuf de Grenouille est à peu près uniquement constituée par des substances azotées et des corps gras lipoïdiques.

FAURÉ-FREMIET et M<sup>lle</sup> DU VIVIER de STREEL (1921) ont établi la composition centésimale de l'œuf ovarien de l'espèce *Rana temporaria*, mais en exprimant leurs résultats d'une autre façon. Ces auteurs ont trouvé une teneur en hydrates de carbone faible, 3,31 % de glycogène. Toutefois ils nous disent: «nos données numériques, bien qu'exprimées d'une manière un peu différente sont tout à fait comparables à celles obtenues par TERROINE et BARTHÉLÉMY».

Si on compare la composition de l'œuf de Grenouille avec celle des œufs téloécithes ou centrolécithes d'espèces extrêmement éloignées: Truite, Ver à soie, on trouve une similitude remarquable de composition que fait ressortir le tableau ci dessous donné par TERROINE et BARTHÉLÉMY:

	<i>Bombyx mori</i> d'après FARKAS	Truite d'après FARKAS	Grenouille rousse d'après TERROINE et BARTHÉLÉMY
Eau . . . . .	64,56	66,12	59,3
Substances sèches . . . . .	35,44	33,88	40,7
N total. . . . .	3,48	4,07	4,48
Substances grasses. . . . .	7,34	7,25	8,57

FAURÉ FREMIET et GARBAULT (1922a, b) disent, qu'en première approximation, l'ichtidine de l'œuf de Carpe est une vitelline qui ne diffère de l'ichtuline des œufs des Salmonidés que par ses caractères de solubilité en présence de l'eau distillée ou salée. Les proportions des diverses substances: eau, protéides, corps gras, hydrates de carbone, cendres, sont à peu près les mêmes dans l'œuf de Carpe et dans l'œuf de Truite. S'il n'y a pas d'hydrates de carbone dans l'œuf de Carpe, celui de la Truite en renferme seulement de très faibles quantités; 0,34 %. Remarquons que les cendres de ces œufs sont, dans les deux cas, riches en calcium. Ce fait doit être rapproché des différences chimiques sexuelles constatées dans le sang de diverses espèces, le sang de la femelle étant plus riche en calcium que celui du mâle.

FAURÉ FREMIET (1921) nous donne la composition centésimale de l'œuf d'une Annélide *Sabellaria alveolata*. Nous indiquerons les résultats de cette analyse en les rapprochant, dans un même tableau, de ceux relatifs aux œufs de Carpe et de Truite, ainsi les analogies ressortiront mieux.

	œuf de <i>Sabellaria</i> <i>alveolata</i>	œuf de Carpe	œuf de Truite
Eau . . . . .	70,00	66,30	58,50
Substances protéiques . . . . .	19,08	25,70	29,81
Hydrates de carbone . . . . .	1,27	0,0	0,34
Substances ces grasses et lipoidi- ques . . . . .	6,80	6,65	9,16
Cendres . . . . .	1,53	2	1,25

Il est remarquable de constater que pour des caractères physico-chimiques très différents de ceux que nous venons d'exa-

miner des constatations analogues ont été faites. BIALASZEWICZ (1929) trouve que la composition minérale du liquide intermicellaire de l'ooplasm est à peu près la même pour des êtres appartenant cependant à des groupes zoologiques très éloignés, êtres d'ailleurs très différents au point de vue écologique. Le potassium représente la base la plus importante des composés diffusibles. Pour mettre en évidence cette prédominance générale du potassium l'auteur a tracé un tableau dans lequel la teneur en potassium du liquide intermicellaire de l'œuf est représentée par 100 :

Rapports quantitatifs entre les bases minérales du liquide intermicellaire des œufs.

Espèce animale	K gr.	Na gr.	Ca gr.	Mg gr.
Gallus . . . . .	100	16	14	5
Rana . . . . .	100	10	3	13
Salmo . . . . .	100	14	6	10
Labrax . . . . .	100	—	2	2
Torpedo . . . . .	100	3	5	1
Maja . . . . .	100	3	11	8
Paracentrotus . . . . .	100	6	3	2

Les résultats des diverses recherches sur la composition des œufs nous montrent donc des analogies de qualités physico-chimiques dans des œufs d'espèces très éloignées. On peut alors espérer que des recherches de biochimie comparée, sur les éléments sexuels mâles et femelles, qui porteraient sur des types phylogénétiquement éloignés les unes des autres pourraient, peut-être, sans avoir à examiner un nombre considérable d'espèces, arriver à dégager des résultats généraux importants pour la physico-chimie de la sexualité.

## 2. Les différences entre les organismes

### (a) Différences globales

Au cours de leur remarquable étude physiologique des métamorphoses du Ver à soie, VANEY et MAIGNON (1906, a) ont établi des différences chimiques en rapport avec le sexe. Dans une deuxième publication (1906, b) les auteurs ont précisé les caractères de sexualité.

Il est possible, par un examen à la loupe de la face ventrale des Vers à soie, de distinguer facilement, dès le cinquième âge,

aux attaches des disques imaginaux, le mâle de la femelle, d'après la méthode décrite par ISHIWATA (1904). Or, il se trouve précisément qu'à la fin du cinquième âge, c'est à dire à la montée, le Ver ne prend plus aucune nourriture extérieure et rejette tout le contenu de son tube digestif. Toute cause de perturbation qu'auraient pu entraîner les différences d'alimentation individuelles se trouve ainsi éliminée et, à partir de la montée, les différences chimiques constatées au cours de l'évolution seront dûes à des différences de nutrition interne. Le Ver à soie se trouve donc être un matériel particulièrement favorable à une étude de la sexualité au point de vue chimique.

VANEY et MAIGNON étudient les individus provenant d'une même éducation et, afin d'atténuer l'influence des différences individuelles, ils opèrent, dans chacun de leurs dosages, sur des lots d'au moins dix individus. Ces dosages effectués pour les diverses époques de l'évolution du *Bombyx mori* ont porté sur les substances suivantes: matières albuminoïdes totales, albuminoïdes solubles et coagulables, glucose, glycogène, graisses.

Les pourcentages en matières albuminoïdes totales donnés par les auteurs sont sensiblement les mêmes chez les mâles et les femelles. La teneur en glucose ne peut guère servir de critérium pour les différences chimiques, car elle subit de très grandes fluctuations au cours de la nymphose. Les larves ne contiennent pas de sucre, la très faible quantité de glucose trouvée chez les larves femelles en 1904 n'a pas été retrouvée dans l'élevage de 1906. Tous les adultes étudiés en 1906 ne renfermaient pas de sucre.

Les dosages des albumines solubles, du glycogène et des graisses ont montré, au contraire, des différences chimiques sexuelles importantes. Parmi les résultats apportés par les auteurs, nous prendrons les évaluations qui donnent le pourcentage pour chacune de ces substances suivant le sexe considéré.

Pourcentages en Albumines solubles

	femelles	mâles
	%	%
Vers de cocon d'un jour . . . . .	45,32	25,22
chrysalides de 4 jours . . . . .	3,10	3,08
chrysalides de 13 jours . . . . .	1,166	1,50
adultes . . . . .	1,529	0,916

Ainsi, au début du coconnage les femelles contiennent deux fois plus d'albumines solubles que les mâles, mais dès le début de la chrysalidation ces teneurs sont sensiblement les mêmes dans les deux sexes. A poids égal, les adultes mâles renferment les  $\frac{3}{5}$  des albumines solubles des femelles.

Pourcentages en Glycogène

	femelles mmg %	mâles mmg %
Vers de cocons d'un jour . . . . .	421	406
chrysalides de 4 jours . . . . .	1160	565
chrysalides de 9 jours . . . . .	913	547
chrysalides de 15 jours . . . . .	336	222
adultes . . . . .	722	84

La teneur en glycogène est toujours plus grande chez les femelles que chez les mâles. Ce sont les adultes qui présentent les plus fortes différences puisque les femelles peuvent alors renfermer 9 fois plus de glycogène que les mâles. Dans les élevages de 1904, les auteurs avaient constaté que les femelles accouplées avaient un pourcentage en glycogène trois fois plus grand que celui des mâles.

Pourcentages en Graisse

	femelles %	mâles %
Vers de cocons d'un jour . . . . .	2 <sup>gr</sup> ,342	2 <sup>gr</sup> ,850
Vers de cocons de 2 jours . . . . .	2,228	3,333
chrysalides de 4 jours . . . . .	2,185	2,571
chrysalides de 9 jours . . . . .	1,565	2,500
chrysalides de 15 jours . . . . .	1,136	3,055
adultes . . . . .	2,133	8,666

Aux divers stades de l'évolution, les mâles renferment plus de graisse que les femelles. Chez les adultes, cette quantité peut-être près de quatre fois plus grande pour les mâles.

En résumé, nous voyons qu'il existe une différence dans l'évolution de chacune des trois catégories d'aliments: albuminoïdes, hydrates de carbone et graisses. Suivant le sexe considéré



l'évolution de ces substances n'est pas la même au cours du développement de l'organisme. Toutefois, si la différence dans la teneur en albumines solubles, qui est en faveur du sexe femelle, s'atténue au cours de l'évolution, il n'en est pas de même pour les différences en glycogène ou en graisse. Ces différences se maintiennent pendant toute la nymphose et s'accroissent encore chez les adultes. Les femelles ont toujours beaucoup plus de glycogène que les mâles et les mâles renferment une plus grande quantité de graisse que les femelles.

STRAUSS (1911) a suivi l'évolution du glycogène et de la graisse au cours de la vie des abeilles, il montre par des courbes résumant la teneur aux divers stades du développement; larve, puppe, imago, que l'évolution de ces diverses réserves subit des fluctuations qui ne sont pas les mêmes suivant que l'on considère l'abeille ouvrière ou le faux-bourdon.

Parmi les différences globales de composition chimique de l'organisme en rapport avec le sexe, signalons celles qui existent chez les Sporozoaires (JOYET-LAVERGNE 1923 à 1925). Les Grégarines et les Coccidies présentent des différences chimiques sexuelles portant sur les diverses catégories: albuminoïdes, graisses, hydrates de carbone. Ces caractères seront étudiés dans le chapitre de la sexualisation cytoplasmique.

REACH (1912, b) a établi, chez la Souris, la différence sexuelle qui existe au point de vue de la teneur en calcium de l'organisme. L'organisme femelle est plus riche en calcium que le mâle. La teneur est la suivante:

1,283 % chez les femelles,  
1,180 % chez les mâles.

La castration modifie très peu la teneur en calcium de la femelle, cette teneur passe de 1,283 à 1,275. Chez le mâle au contraire la castration amène une diminution nette. Le pourcentage passe de 1,180 à 1,005.

(b) *Différences entre les organes ou entre les tissus.* Les autres différences physico-chimique ont été, en général, établies par la comparaison de parties homologues, organes ou tissus, du mâle et de la femelle d'une même espèce.

LAPICQUE (1897) dans ses recherches sur les mutations du fer chez les Vertébrés a fait une série de déterminations précises sur la teneur en fer du foie chez l'homme. Les résultats des 53 ana-

lyses faites sont tout à fait suggestifs. A l'examen du tableau donné par l'auteur, nous voyons qu'aucun des chiffres se rapportant à une femme n'est au dessus de 0,20, tandis que la plupart des chiffres des hommes sont au dessus de 0,20. «Il y a dans l'espèce humaine une différence sexuelle marquée: le foie de la femme contient en moyenne deux fois et demie moins de fer que celui de l'homme» (p. 162). L'auteur fait remarquer que ces résultats avaient complètement échappé aux physiologistes qui s'étaient occupés de la question; souvent d'ailleurs le sexe n'est pas mentionné, «quand le sexe est indiqué soit explicitement, soit par la nature de l'affection, on peut vérifier que les chiffres de nos devanciers sont d'accord avec la loi que nous posons ici» (p. 90).

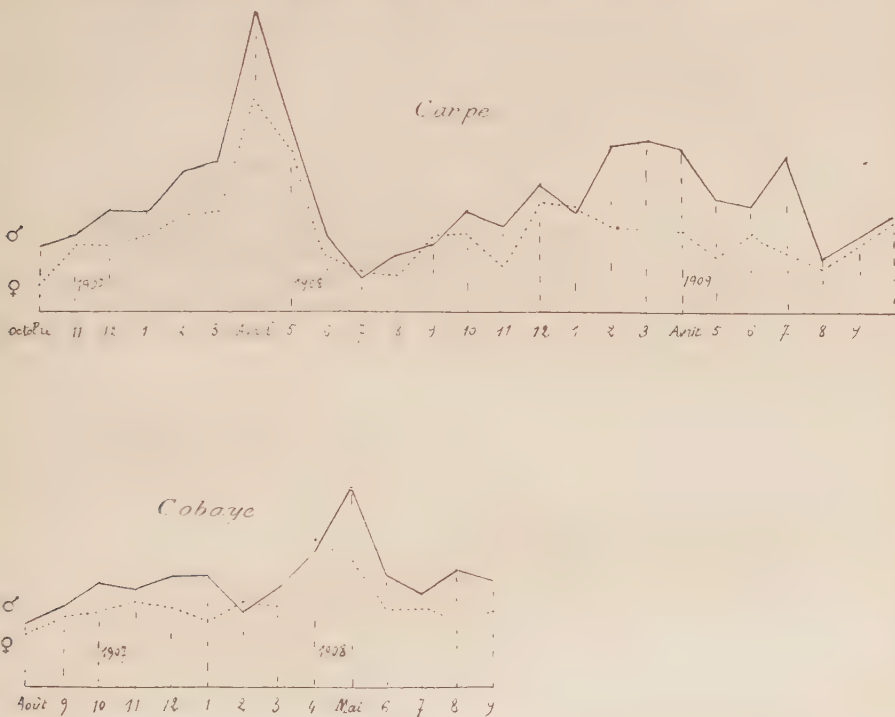
Il est assez curieux de constater que cette différence ne se retrouve pas chez les autres espèces de Mammifères. KRÜGER a bien signalé une différence sexuelle, mais dans la rate de l'espèce bovine. La teneur en fer de cet organe serait de 0,94 pour le bœuf et 4,50 pour la vache. LAPICQUE critique ces résultats parce que l'auteur n'a point tenu compte de l'influence de l'âge qui, dans ce cas, peut jouer un grand rôle.

Chez le Pigeon, le foie et la rate présentent une différence sexuelle nette quant au poids. D'après RIDDLE (1928), alors que le poids du corps est légèrement plus élevé chez le mâle, le foie et la rate sont plus petits que chez la femelle; pour le foie la différence est de 9,4 %, elle est de 23,5 % pour la rate. Les changements de ces organes semblent d'ailleurs être en corrélation avec ceux des testicules et de l'ovaire.

GOSLINO et FERRERO (1928), déterminant la teneur en iode des glandes thyroïdes des Bovidés de l'Uruguay, ont trouvé que le taux de l'iode des femelles est très légèrement supérieur à celui des mâles castrés. Ces auteurs nous rappellent que FENGER a trouvé une différence sexuelle assez nette en comparant les femelles aux mâles entiers. Les chiffres sont alors respectivement 0,35 % et 0,28 % d'iode dans la glande thyroïde de l'un et l'autre sexe.

MAIGNON (1920) a fait le dosage du glycogène dans les muscles de quelques espèces, aux divers époques de l'année. Il a établi diverses courbes qui résument les variations de teneur en glycogène musculaire (Fig. III). La disposition de ces courbes permet une comparaison facile entre les sexes. On voit que pour le Cobaye

et la Carpe les muscles des mâles sont constamment plus riches en glycogène que ceux des femelles. L'écart s'accroît au moment des poussées glycogéniques du printemps, c'est à dire dans les parties élevées des courbes. A ce moment, l'écart entre les deux



Explication de la figure III. Différences de la teneur des muscles en glycogène suivant le sexe, chez la Carpe et chez le Cobaye. Les courbes relatives au sexe masculin sont en traits pleins. (d'après MAIGNON).

sexes est très accentué, en particulier chez la Carpe. Les deux courbes ont au contraire de la tendance à se confondre à l'époque des minima. Ainsi les mâles paraissent plus fortement influencés par les saisons que les femelles.

Par suite du trop petit nombre de femelles dont il disposait, l'auteur n'a pu établir les courbes concernant le chien, mais les dosages effectués sur 6 mâles et 4 femelles ont donné les moyennes suivantes pour la teneur en glycogène des muscles: 9,15 % chez

les mâles et 8,50 % chez les femelles. La différence chimique sexuelle se trouve donc être ici dans le même sens que pour les autres espèces.

MAIGNON nous indique également que, chez la Carpe, le foie du mâle est constamment plus riche en glycogène que celui de la femelle. Pour le Pigeon, le manque de fixité du glycogène de cette espèce n'a pas permis de constater de différence sexuelle.

ELDBACHER et RÖTHLER (1925) ont évalué la teneur en arginase des organes. Chez les Oiseaux, cette teneur est parfois cinq fois plus élevée pour le mâle que dans les organes correspondants de la femelle. Pour les Mammifères, la différence entre les sexes est moins accentuée, mais elle est dans le même sens, c'est à dire encore en faveur des mâles. Si la teneur en arginase est de 100 chez le mâle, elle est de 60 à 70, chez la femelle.

Nous pouvons rapprocher de ce fait, qui est la preuve d'une différence du métabolisme des matières azotées suivant le sexe, la remarque suivante faite par LAMBLING (1921): «avec l'alimentation mixte ordinaire, l'urine des vingt-quatre heures renferme de 18,5 à 28 de créatinine; chez l'homme adulte de 19 à 30<sup>mg</sup>, chez la femme 13<sup>mg</sup>,4, par Kilogramme et par jour» (p. 343).

(c) *Différences dans le sang ou les humeurs.* Le sang est un tissu dont l'étude apporte des renseignements précieux sur l'allure générale du métabolisme, aussi son étude nous arrêtera assez longuement.

D'après KELLER (1921), il y aurait une différence électrostatique entre les globules sanguins de l'homme et ceux de la femme. Les recherches de FÄHREUS confirmées par celles de LITZENMAIER montreraient que les globules du sang de l'homme sont, au point de vue électrique, porteurs d'une charge électro-négative plus forte que celle des globules du sang de la femme.

Le nombre des globules rouges est différent suivant le sexe considéré, la constatation a été faite chez un grand nombre d'espèces.

MAKOTINE (1910) a étudié le sang du Chien, du Chat, du Mouton. Il a constaté que les individus mâles ont plus de globules rouges et une plus forte teneur en hémoglobine que les femelles de la même espèce. Les recherches de BLACHER (1926) ont porté sur les Oiseaux, 26 mâles et 33 femelles. Le nombre des globules par millimètre cube de sang est de:

3772000 pour les mâles, 2870200 pour les femelles. La teneur en hémoglobine est exprimée par les chiffres suivants :

83,3 pour les mâles, 61,5 pour les femelles.

SCHLICHER (1927) étudie, chez les Poissons téléostéens, les variations du nombre des globules en fonction de la physiologie. Il constate que ce nombre est soumis à des variations assez importantes mais régulières. Avant le frai le nombre des globules rouges s'élève, pour diminuer ensuite après le frai. Il y a plus de globules rouges chez les mâles que chez les femelles et, d'une façon générale, la teneur du sang en hémoglobine varie comme le nombre des globules.

La plus grande teneur en hémoglobine et le plus grand nombre de globules rouges semblent bien être des caractères sexuels mâles assez répandus. Ils existent chez le lapin et TRUFFI (1927) a cherché, sur cette espèce, quelle pouvait être l'influence de la castration et de la transplantation des gonades hétérosexuelles sur le nombre des hématies et sur la quantité d'hémoglobine. La castration ne détermine aucun changement quelque soit le sexe opéré. Après la transplantation d'un testicule sur la femelle, on observe une augmentation du nombre des hématies; l'augmentation de l'hémoglobine étant moins nette. Chez les mâles porteurs de greffes d'ovaires, le nombre des hématies ne varie pas, mais la teneur en hémoglobine diminue. La transplantation des gonades hétérosexuelles, après la castration, semble donc faire acquérir au sang quelques unes des qualités du sang de l'autre sexe.

D'après les mesures de EINAR (1923), pour l'espèce humaine, par millimètre cube de sang, les moyennes obtenues pour le nombre des hématies et la teneur en hémoglobine seraient les suivants :

chez l'homme :	5 330 000 globules et 80 d'hémoglobine
chez la femme :	4 815 000 » et 70 »

MANOÏLOFF dans ses recherches a également noté une différence analogue. SCHMIDT et PEREWOSKAJA (1926) estiment qu'il y a lieu de tenir compte de la plus grande teneur du sang d'homme en globules rouges pour apprécier les réactions chimiques qui prétendent être caractéristiques du sexe. Enfin GLEY (1928), dans son traité de physiologie, considère cette donnée comme classique : « 100 grammes de sang d'homme contiennent 13g,6 d'hémoglobine, 100g de sang de femme en contiennent un peu moins, 13g environ » (p. 275).



De cet ensemble de travaux nous pouvons conclure que chez les Vertébrés, en général, le sang du mâle renferme plus de globules rouges et plus d'hémoglobine que le sang de la femelle de la même espèce.

On peut signaler ici, à propos des différences sexuelles du sang, la remarque faite par JOLLY et FERESTER (1929) au sujet des corps de KURLOFF. Chez le Cobaye, dans certains lymphocytes du sang, il existe des corpuscules particuliers en forme de grosses gouttelettes. Ces corps de KURLOFF apparaissent un peu plus tôt chez la femelle que chez le mâle. A la période de maturité sexuelle ils sont également plus nombreux dans la rate et le sang de la femelle.

La teneur en calcium du sang semble également être différente suivant le sexe. RIDDLE et HONEYWELL (1925) ont constaté que, chez le Pigeon, la teneur du sang en calcium est plus élevée pour la femelle que pour le mâle. Une différence analogue a été trouvée chez la Morue par HESS, BILLS, WEINSTOCK et RIVKIN (1928). Le sang de la Morue femelle renferme de  $12\text{mg},7$  à  $29\text{mg}$  de calcium pour  $100^{\text{cc}}$  alors que le sang du mâle en contient seulement de  $9$  à  $12\text{mg}$ . L'œuf de la Morue est riche en calcium et la teneur du sang en ce métal s'élève au moment de la maturation des œufs. Mais cette dernière constatation ne doit pas amoindrir la portée de la différence sexuelle car cette différence existe en dehors de la période envisagée.

Si HOYLE (1928) n'a pas trouvé de différences sensibles dans la teneur en calcium du sang chez les mâles et les femelles de l'espèce Lapin, Mc ISAAC (1928) indique, au contraire, pour cette espèce, une différence sexuelle très nette. Dans une série d'expériences les résultats obtenus pour  $100^{\text{cc}}$  de sérum sont les suivants:

$$\begin{array}{ll} \text{femelles: } 14\text{mg},69 \pm 0,0155 \\ \text{mâles: } 14\text{mg},12 \pm 0,064 \end{array}$$

La différence constatée, qui est de  $0,57$ , est six fois supérieure à l'erreur probable. Dans trois autres séries d'expériences, les différences en faveur du sexe femelle se sont toujours manifestées avec des valeurs dépassant de cinq fois l'erreur probable.

GETTLER et BAKER (1916) ont fait une série d'analyses pour établir les qualités physiques et chimiques du sang humain. Leur étude a porté sur 30 cas dont 7 femmes seulement. Les auteurs

ne se sont pas préoccupés de faire ressortir les différences sexuelles qui peuvent exister, ils ne les mentionnent même pas. De l'examen des déterminations faites nous pouvons tirer les conclusions suivantes :

La valeur moyenne du poids spécifique du sérum est légèrement plus élevée chez la femme (1,0319) que chez l'homme (1,0284).

Les chiffres de la teneur en urée varient chez les femmes de 16 à 22 ; chez les hommes ils sont de 16 à 25 ; on ne peut en tirer aucune conclusion nette.

Il en est de même pour la teneur du sang en sucre. Elle est en moyenne plus faible chez les hommes, mais les fluctuations se trouvent trop considérables pour pouvoir trouver un caractère sexuel dans la différence des moyennes obtenues.

En ce qui concerne la teneur en graisses, les différences sont plus nettes :

la moyenne pour le sexe féminin est de 213 <sup>mg</sup> ,2
»        »        »        » sexe masculin    »        106 <sup>mg</sup> ,9

Les chiffres donnés pour les femmes varient de 320 à 145. Ceux qui concernent les hommes varient de 158 à 66.

D'une façon générale, d'ailleurs, il y a un chevauchement des valeurs trouvées pour les sexes quelque soit le caractère étudié. On ne peut donc faire apparaître une différence sexuelle que par la comparaison des moyennes, or cette comparaison mérite ici une critique assez grave. Les recherches ont porté sur un nombre de cas par trop restreint, le nombre de femmes examinées est, en particulier, bien faible. D'autre part, quoique les auteurs aient eu le soin de nous indiquer les cas qui ont donné une réaction de WASSERMANN positive, il n'est pas toujours certain que les comparaisons établies par nous soient bien rigoureuses étant donné la complexité du problème examiné.

Nous retiendrons cependant des chiffres apportés par GETTLER et BAKER deux catégories de résultats qui se trouvent en accord avec les conclusions des recherches d'autres auteurs : la différence de poids spécifiques du sérum et la différence de teneurs en graisses du sang, toutes deux en faveur du sexe féminin. SCHMIDT et PEREWOSKAJA (1926) ont en effet trouvé que, chez l'Homme et chez le Lapin, le poids spécifique du sérum est plus élevé dans le sexe féminin. Quant aux graisses, leur teneur plus élevée dans le

sang de la femelle a été constatée pour l'Homme par GORUP-BESANEZ (1878); pour le Chiton, par CROZIER (1920); pour les Oiseaux par LAWRENCE et RIDDLE (1915) et aussi par WARNER et EDMOND (1916); pour les Crustacés par SMITH (1911, 1912, 1915).

KLISIECKI (1926) a fait des recherches sur la teneur du sang en urée, il donne deux tableaux des résultats de ses analyses. La teneur pour 100<sup>cc</sup> de sang donne pour les femmes des résultats inférieurs à ceux obtenus chez les hommes. L'auteur trouve que la teneur du sang en urée varie avec les races. Il signale aussi que chez le Chien et le Lapin il y aurait des variations de la teneur en urée en rapport avec le sexe, mais il n'apporte aucune précision à ce sujet.

SCHMIDT et PEREWOSKAJA (1926) ont évalué la teneur en protides, ils trouvent que le sérum de femme est plus riche en protides que celui de l'homme; les résultats sont les suivants:

8,34 %	de	protides	dans	le	sérum	pour	la	femme,
7,69 %	»	»	»	»	»	»	»	l'homme.

Les différences chimiques globales entre le sang et les humeurs de l'un et l'autre sexe d'une même espèce apparaissent très nettement, chez les Vertébrés, par les expériences de WEBER (1920, 1921) sur les Batraciens. L'auteur greffe des œufs de *Triton alpestris* dans la cavité péritonéale d'adultes de la même espèce. Ces œufs sont tués rapidement s'ils sont inoculés à des mâles (5 minutes). Ils peuvent vivre plus longtemps (10 minutes) s'ils sont inoculés à des femelles. Les expériences faites *in vitro* au moyen du sang de Triton prélevé dans le ventricule cardiaque ont donné les mêmes résultats. «Le sang des Tritons femelles agit toujours avec moins d'intensité et de rapidité que celui des mâles» (1921, a).

WEBER (1921, b) greffe des œufs de Triton dans la cavité péritonéale de la Salamandre. Il constate que les processus de segmentation de l'œuf sont inhibés après un séjour variable suivant le sexe du récepteur. Il faut deux heures et demie de séjour chez la Salamandre femelle, alors que une heure et demie de séjour chez le mâle constitue un temps suffisant pour provoquer l'inhibition.

Il existe, chez les Insectes, des différences physico-chimiques entre le sang du mâle et celui de la femelle d'une même espèce.

STECHE (1911), GEYER (1913), PRELL (1915) ont constaté sur différentes espèces de larves de papillons une différence de couleur de l'hémolymph en rapport avec le sexe. Les chenilles mâles ont une hémolymph de couleur jaune clair, elle est parfois presque incolore. Chez les chenilles femelles, la couleur de l'hémolymph est verdâtre. Dans un certain nombre d'espèces cette différence de couleur est assez sensible pour permettre de donner le diagnostic du sexe.

STECHE (1912) et GEYER (1913) ont essayé de préciser les différences qui existent entre les hémolymphes mâle et femelle. Si on mélange deux hémolymphes de sexes différents appartenant à des individus de la même espèce il se produit un précipité abondant, cette réaction est analogue à celle que l'on obtient quand on mélange deux lymphes étrangères par exemple celles de *Liparis dispar* et de *Liparis monata*. Or, le précipité n'apparaît pas quand on mélange deux hémolymphes appartenant à des individus ayant le même sexe. Ainsi les deux sexes d'une même espèce de Lépidoptère présentent dans leurs sangs des différences chimiques du même ordre d'importance que celles qui séparent deux espèces ou deux races distinctes.

L'étude spectroscopique montre que la différence de coloration est due au comportement de la chlorophylle. La couleur verte des femelles est due à la faible transformation de cette substance, tandis que le spectre de l'hémolymph des mâles correspond à celui de la xanthophylle. Pour STECHE, la chlorophylle est peu modifiée dans l'organisme femelle avant d'arriver au courant sanguin, tandis que, chez le mâle, elle serait disloquée et seule la xanthophylle persisterait. Cette différence est-elle due aux propriétés des cellules intestinales qui, chez la femelle, laisseraient passer la chlorophylle tandis qu'elles la détruiraient chez le mâle? STECHE (1912) donne cette interprétation et en déduit qu'il existe une différence sexuelle dans les cellules de l'intestin chez l'insecte.

L'existence d'une différence chimique sexuelle dans l'hémolymph et d'une différence dans les cellules intestinales, suivant le sexe considéré, nous obligent à envisager la possibilité d'une différence sexuelle dans les cellules du soma de l'Insecte et d'introduire la notion de la sexualisation somatique.

Un certain nombre de travaux apportent d'ailleurs des confirmations au sujet de la différence chimique sexuelle de l'hémo-

lympe des Insectes. Les expériences de KOPEC (1911) avaient déjà montré que les échanges de sang entre individus de sexes différents pouvaient provoquer de véritables intoxications. Les travaux de GOLDSCHMIDT (1917) sur la spermatogénèse d'un Papillon au moyen de cultures *in vitro* de testicules de pupes montrent également la différence chimique profonde qui sépare le sang des deux sexes.

DEWITZ (1908 à 1917) a fait un ensemble de constatations intéressantes sur les différences chimiques chez les Insectes. Il a remarqué, comme les auteurs précédents, la différence de couleur de l'hémolympe qui est toujours plus pâle chez le mâle. Au cours de l'évolution de la pupa cette différence persiste malgré l'affaiblissement de teinte qui se manifeste dans les deux sexes.

DEWITZ (1912, 1917) a en outre étudié la différence de pouvoir réducteur du sang sur les espèces *Saturnia pavonia* et *Saturnia pyri* au moyen des indicateurs indigocarmin, bleu de méthylène, fuchsine. Il a constaté que le sang des femelles réduit plus fortement les indicateurs que le sang des mâles, toutefois avec le bleu de méthylène les résultats obtenus sont souvent inversés.

Le mélange du sang avec l'indicateur provoque la formation d'un dépôt qui diffère suivant le sexe. Le sang des femelles est longtemps trouble, puis il dépose un fin sédiment. Le sang des mâles s'éclaircit vite mais le sédiment est floconneux. La couleur du précipité obtenu n'est pas toujours fixe, cependant, dans la plupart des cas, ce précipité est plus clair chez les femelles que chez les mâles. Dans l'espèce *S. pavonia*, si on mélange le sang des pupes avec de l'eau distillée, on obtient un sédiment clair pour la femelle tandis que le sédiment obtenu avec le mâle est brun et floconneux.

Les extraits des pupes décomposent  $H^2O^2$  en libérant l'oxygène par une catalase. Les extraits des pupes femelles sont plus actifs que ceux des pupes mâles. Si on extrait le contenu des chrysalides de divers papillons, cette substance débarrassée de l'estomac et séchée se comporte différemment vis à vis d'une solution de bleu de méthylène ou de vert de malachite suivant qu'il s'agit de chrysalides mâles ou femelles. La réduction du bleu de méthylène est moins forte au contact des tissus femelles.

S'il est parfois difficile d'interpréter la signification des constatations faites par DEWITZ, il n'en reste pas moins que les expériences faites par cet auteur apportent des preuves nouvelles



de l'existence de différences chimiques sexuelles dans le sang et les tissus des Insectes.

D'une façon générale si les différences chimiques sexuelles peuvent apparaître dans les organes ou tissus les plus divers, nos connaissances se trouvent être plus particulièrement précises pour le sang ou la lymphe. Nous avons pu constater que, dans des groupes variés, les différences sexuelles dans le liquide nourricier pouvaient être mises en évidence. Cette constatation nous permet de dire que les cellules de l'organisme se trouvent plongées dans un milieu nutritif légèrement différent, suivant qu'elles appartiennent à l'un ou l'autre sexe. Les conditions de la vie cellulaire n'étant pas rigoureusement les mêmes dans le sexe mâle et dans le sexe femelle d'une même espèce, nous voyons là un caractère de sexualité qui semble assez général et qui est une expression de la sexualisation somatique.

Les résultats des recherches de Mlle COURTOIS (1930,a, b) nous montrent encore de nouveaux aspects de la différence chimique sexuelle profonde qui existe chez les Insectes. L'auteur a montré que le sang des Insectes ainsi que le contenu des chrysalides de Lépidoptères étaient très riches en acides aminés libres. Etudiant les rapports entre l'azote non protéique et l'azote total, elle obtient le tableau suivant pour les Insectes adultes.

$\frac{\text{N non protéique}}{\text{N total}}$ chez l'adulte		
	mâles	femelles
<i>Attacus Cynthia</i> . . . . .	22,3	32
<i>Attacus pernyi</i> . . . . .	23	31
<i>Sphinx pinastri</i> . . . . .	16,5	27
<i>Saturnia pavonia</i> . . . . .	11	30
<i>Tenebrio molitor</i> . . . . .	18	30
<i>Melolontha vulgaris</i> . . . . .	13	30
<i>Periplaneta orientalis</i> . . . . .	13	30

Chez l'adulte, la teneur en azote non protéique tend à revenir au même taux que chez la larve, sauf chez la femelle où elle reste très élevée.

L'étude des variations du phosphore au cours de la nymphose, chez quelques Lépidoptères, montre que le phosphore minéral

croît au cours des processus d'histolyse pour diminuer lors de la reconstitution de l'imago. Mais il y a une différence notable dans la teneur en phosphore minéral de l'adulte suivant le sexe considéré, ainsi que le montre le tableau ci dessous :

Teneur en Phosphore minéral des adultes, exprimée en grammes par Kilogramme de tissu frais

	mâles	femelles
<i>Sphinx ligustri</i> . . . . .	0,284	0,650
<i>Attacus Pernyi</i> . . . . .	0,225	0,400
<i>Saturnia pavonia</i> . . . . .	0,348	0,683
<i>Saturnia pyri</i> . . . . .	0,275	0,400

Ainsi, chez les Lépidoptères, la teneur en Phosphore minéral est à un taux nettement plus élevé dans l'organisme femelle que dans l'organisme mâle.

D'autre part, des mesures sur le phosphore total montrent que si ce métalloïde est abondant chez les deux sexes, il semble cependant presque entièrement contenu dans les produits génitaux.

### 3. Les rapports entre les caractères des glandes génitales et les qualités chimiques sexuelles

Les documents relatifs aux différences sexuelles physiques et chimiques sont encore trop peu nombreux pour que nous puissions espérer voir jaillir du rapprochement des différences établies l'explication définitive des phénomènes. Nous devons cependant tenter le rapprochement des deux catégories de différences étudiées plus haut, différences entre les glandes ou les gamètes et différences entre les organismes ou tissus.

Les rapports entre les glandes génitales et les différences sexuelles chimiques peuvent être envisagés à deux points de vue. L'un qui est le point de vue proprement hormonal se rattache à la fonction des glandes génitales dans les sécrétions internes, l'autre qui envisage la question sous un aspect beaucoup plus général.

Quelques auteurs se sont préoccupés des liens qui peuvent exister entre les hormones des glandes génitales et les différences chimiques sexuelles.

BRUNET et ROLLAND (1911) constatent que, chez les Bovidés, ni la nature du sexe, ni l'opération de la castration n'ont d'influence sur la teneur du foie en glycogène. PÉZARD (1918) note que, chez les animaux mâles, la castration amène une diminution du glycogène musculaire. Cette diminution n'est pas le résultat d'une diminution correspondante de la glycogénie hépatique. Par contre, la castration a pour conséquence un développement exagéré du tissu adipeux. PÉZARD admet qu'en ce qui concerne les Oiseaux, la graisse se forme naturellement chez le castrat comme chez le mâle en différents points du tissu conjonctif, mais tandis que chez le mâle elle est mobilisée au moment de la reproduction, chez le castrat, au contraire, elle continue à s'accumuler. La mobilisation des graisses aurait lieu sous l'influence de l'hormone testiculaire.

MAIGNON (1920) ayant démontré que les muscles des mâles sont plus riches en glycogène que ceux des femelles a cherché à établir l'influence des glandes génitales sur la glycogénie. Il a fait pour cela des expériences de castration et d'injection de suc testiculaire sur des Cobayes. La castration du Cobaye mâle a pour effet d'abaisser la teneur des muscles en glycogène et d'amoindrir ainsi l'écart qui existe entre les sexes. L'opération de la castration sur la femelle ne modifie pas sensiblement la teneur en glycogène de ses muscles.

Les injections de suc testiculaire déterminent chez les Cobayes mâles une augmentation notable du glycogène musculaire tandis que chez les femelles aucune influence ne se manifeste. L'injection provoquerait donc une stimulation de l'activité testiculaire, mais comme d'autre part elle est sans effet sur les mâles castrés, la démonstration d'une action hormonique n'est pas établie.

PARHON (1921) a repris l'étude de l'influence de la castration sur la teneur en glycogène du foie et des muscles. L'auteur fait remarquer que MAIGNON sacrifiait les animaux 5 semaines après l'ovariotomie. Or, chez les chiennes, 6 semaines après l'opération, la diminution du glycogène est légère dans le foie et à peine appréciable dans les muscles; mais quand l'animal survit un an après l'opération il y a une diminution importante du glycogène hépatique et musculaire. Les glandes génitales exerceraient une influence modératrice sur le métabolisme des hydrates de carbone.

CAHANE (1930) a repris l'étude des variations du glycogène hépatique chez les animaux chatrés en opérant sur les Cobayes. Il y a tendance à la diminution du glycogène hépatique chez les animaux ovariectomisés. Au contraire, chez les mâles castrés la teneur en glycogène hépatique augmente. L'auteur donne de ces faits l'interprétation suivante. La diminution du glycogène serait due à l'hyperfonctionnement thyroïdien déterminé par l'ovariectomie. Le testicule ne se comporterait pas de même façon que l'ovaire vis à vis de la glande thyroïde.

Il est bien difficile de dégager des conclusions générales de cet ensemble de résultats. L'explication des différences chimiques sexuelles par le mécanisme des sécrétions internes n'ayant pu être nettement établi, même dans les groupes pour lesquels l'existence des hormones génitales est démontré, nous ne devons pas nous attarder davantage aux explications par corrélations humorales, mais reprendre notre rapprochement à un point de vue plus général.

A cet effet, nous constaterons simplement la contemporanéité des phénomènes, sans nous préoccuper, momentanément tout au moins, des voies et moyens par lesquels ces phénomènes se trouvent en relation. Nous savons toutefois, qu'étant donné la corrélation qui existe entre les diverses parties d'un même organisme, ces phénomènes contemporains ne sont pas sans rapport les uns avec les autres.

Parmi les différences chimiques sexuelles, celles qui concernent les albuminoïdes, les hydrates de carbone et les graisses doivent nous arrêter plus particulièrement puisque l'étude physiologique nous a déjà montré que la différence de métabolisme entre les sexes avait un caractère général.

SEMICHON (1928) a étudié les rapports entre la maturité sexuelle et les enclaves albuminoïdes des Malacodermes. Le principal tissu de réserve des espèces *Rhagonycha fulva* et *Telephorus fuscus* est constitué par des cellules adipeuses à enclaves albuminoïdes. Ces réserves ne suivent pas la même évolution dans l'un et l'autre sexe. Les globules protéiques du corps adipeux central de l'abdomen représentent surtout des matériaux mis en œuvre au moment de l'accroissement des organes et produits génitaux.

Lors de l'accouplement, les femelles contiennent encore beaucoup de globules albuminoïdes dans leurs cellules adipeuses,

le développement de leur ovaire est peu avancé tandis que, chez les mâles, la plupart des cellules adipeuses sont dépourvues des globules albuminoïdes mais contiennent de petits grains cristallins. La réduction rapide des réserves est concomitante de l'activité génitale, mais au moment de l'accouplement, la maturité du mâle est complète tandis que l'ovaire a un développement peu avancé.

En ce qui concerne le glycogène, DE LA VAULX (1921) n'a point trouvé de différence, chez les Cladocères, entre le mâle et la femelle au point de vue de leur teneur en glycogène. Ce fait doit être rapproché des résultats obtenus par RIDDLE et HONYWELL (1924) sur les Oiseaux. Ces auteurs ont trouvé que la teneur en sucre du sang du Pigeon varie avec la race, l'âge, diverses circonstances pathologiques, mais qu'il n'y a pas de différence sensible entre les deux sexes. Rappelons cependant que la période d'ovulation est marquée chez la femelle par une élévation de la teneur en sucre du sang (fig. VIII).

MAIGNON (1920) étudie l'évolution des hydrates de carbone dans les glandes génitales de la Carpe. Les testicules ne renferment que des traces de glycogène (moins de 1 %); l'ovaire en contient des quantités importantes, fort variables d'ailleurs (7 à 8 % en moyenne). Au printemps, ces quantités de glycogène subissent un accroissement considérable, elles atteignent 13,65 % dans le testicule et 26,05 % dans l'ovaire.

Pendant la durée du frai qui a lieu d'avril à août, chez la Carpe, le glycogène des ovaires va en diminuant rapidement à mesure que la ponte s'accomplit. Etant donné le développement considérable des ovaires au moment du frai, la plus grande partie du glycogène se trouve expulsée avec les œufs au moment de la ponte. Le glycogène accumulé dans le testicule disparaît rapidement, serait-il utile à la maturation des spermatozoïdes ?

L'auteur nous signale que KAN-KATO a constaté, chez la Grenouille, un maximum de teneur en glycogène dans le foie au mois de novembre. Aux approches du frai, le foie s'appauvrit fortement alors que, à la même époque, les ovaires augmentent de volume et de poids. Or, chez la Carpe, le glycogène du foie des femelles subit une chute rapide en avril mai, précisément au moment de la brusque accumulation de ce glucide dans les glandes génitales. MAIGNON (1920) rapprochant ces divers faits croit pouvoir conclure : «chez les animaux à sang froid, on observe donc



pendant les mois qui précèdent le frai, une migration du glycogène hépatique vers les ovaires» (p. 24).

D'après WERTHEIMER (1928) le glycogène s'accumule dans les œufs de Grenouille au cours de leur formation et il peut ainsi atteindre une concentration cinq fois supérieure à la teneur du foie en glycogène.

Qu'il y ait une genèse et une mobilisation particulières des réserves glucides en corrélation avec le développement des organes génitaux, c'est là un phénomène qui semble être assez général. ZAROLSKA (1928) constate que dans l'évolution du tissu adipeux des larves et des nymphes de *Tenebrio molitor*, le glycogène du corps adipeux de la nymphe persiste chez les mâles adultes tandis que chez les femelles il est utilisé pour édifier la substance de réserve des œufs. D'autre part RIDDLE et HONEYWELL (1923) nous montrent que, chez le Pigeon, chaque période d'ovulation est accompagnée d'une augmentation d'environ 20 % de la teneur en sucre du sang (voir Fig. VIII).

Que la mobilisation particulière des glucides ainsi révélée par les constatations que nous venons de résumer se traduise par une accumulation du glycogène dans les ovaires, voilà un fait qui n'apparaît pas toujours clairement. VANEY et MAIGNON 1906 nous disent en effet, à propos du Ver à soie: «En comparant la teneur pour 100 en glycogène des femelles accouplées avec celle des œufs contenus dans ces femelles, on trouve des chiffres assez voisins, 1,229 pour 100 et 1,670 pour 100; ceci prouve que le glycogène est à peu près également réparti, entre les organes reproducteurs et les organes de la vie végétative» (p. 35). Il est vrai que, chez le Ver à soie, la femelle est toujours plus riche en glycogène que le mâle et que cette différence s'accroît au cours de l'évolution jusqu'à atteindre parfois des proportions considérables (9 fois plus de glycogène chez la femelle), mais aucune mobilisation particulière corrélatrice de la genèse des ovules n'apparaît ici.

La signification de l'évolution des glucides dans ses rapports avec la sexualité reste donc assez obscure. Si nous reprenons un des cas les mieux étudiés comme celui de la Carpe, nous devons nous demander que devient le glycogène accumulé dans l'ovaire de cet organisme? S'il contribue à la genèse des œufs, ce n'est point sous la forme d'hydrate de carbone car l'examen du tableau que donnent FAURÉ-FREMIET et GARRAULT (1922, b) pour l'analyse

de l'œuf ovarien de la Carpe nous montre une teneur en hydrates de carbone égale à zéro. D'ailleurs, TERROINE et BARTHÉLÉMY (1921 a) nous avaient déjà indiqué pour l'œuf de *Rana fusca*: «que tout le développement doit se faire aux dépens des matières grasses et albuminoïdes et que les hydrates de carbone ne peuvent jouer qu'un rôle extrêmement médiocre» (p. 612).

Si la corrélation entre la genèse des éléments sexuels et l'évolution des glucides nous échappe encore presque totalement c'est que, probablement, l'intervention du glycogène peut se manifester sans cependant se traduire par l'apparition d'une réserve hydrocarbonée dans le cytoplasme de l'élément sexuel. Le cas des réserves de graisses est, à ce point de vue, tout à fait différent et c'est, peut-être, la raison pour laquelle nos documents sur cet élément de réserve seront plus nombreux que pour les glucides.

Il y a beaucoup d'exemples de travaux montrant les différences considérables entre le spermatozoïde et l'ovule au point de vue de leurs réserves. Notons simplement quelques unes des conclusions d'un travail assez récent de VOÏNOW (1925) sur l'étude comparée des éléments sexuels dans l'espèce *Gryllotalpa vulgaris*. Les éléments sexuels, égaux au point de vue de leur composition nucléaire (excepté les déterminants sexuels), se distinguent considérablement quant à la quantité des inclusions cytoplasmiques. L'auteur nous décrit 6 sortes d'inclusions cytoplasmiques dans l'oocyte: 1° mitochondries, 2° éléments de Golgi, 3° dictyosomes, 4° corpuscules métaboliques, 5° sphérules fuchsinophiles, 6° gouttelettes de graisses qui se produisent par fusion de gouttes plus petites.

La présence de graisses dans la genèse de l'oocyte alors que rien de semblable n'est signalé dans la genèse du spermatozoïde constitue une différence chimique importante entre les gamètes. Cette différence entre les gamètes semble bien être en corrélation directe avec le fait que nous avons signalé plus haut dans l'étude du sang. Nous avons en effet trouvé divers exemples d'espèces dont la teneur en graisses du sang est plus élevée chez la femelle que chez le mâle. Pour mieux comprendre cette corrélation entre le métabolisme des graisses et la genèse des éléments sexuels, nous allons chercher, au point de vue de ces réserves, les liens qui peuvent apparaître entre leur évolution et le développement des glandes génitales.

CROZIER (1920) a fait sur un Mollusque *Chiton tuberculatus* les constatations suivantes. Les animaux qui n'ont pas encore

atteint leur maturité sexuelle ont tous la même coloration jaune pâle, mais lorsque les glandes génitales sont mûres, alors que les mâles conservent leur couleur jaune pâle les femelles deviennent rose saumon. Cette pigmentation est due à un lipochrome du groupe des carotines qui est présent en très petite quantité dans le liquide coelomique et dans le stroma du testicule des mâles mais qui se trouve en grande quantité dans le sang des femelles ainsi que dans l'ovaire, en outre dans l'ovaire le pigment est associé à des globules de graisse; une grande partie de ces globules se trouve colorée par le pigment. Le développement des ovaires apparaît donc ici nettement associé au métabolisme des graisses. C'est d'ailleurs l'opinion de Crozier qui dit «It seems clear that we have here another case where the developing ovary is associated with fat metabolism» (p. 87).

HEIM (1892) a montré, chez diverses espèces de Crustacés décapodes, l'apparition dans le sang des femelles au moment de la maturation des ovaires d'une substance jaune d'un reflet brillant. Cette substance est soluble dans l'alcool et appartient à la catégorie des lipochromes.

SMITH (1911, 1913) a établi que dans l'espèce de Crabe *Carcinus maenas* le mâle et la femelle diffèrent l'un de l'autre en ce qui concerne le métabolisme des graisses. Chez la femelle, à la période de maturité des ovaires, le sang est envahi par la lutéine et les matières grasses en bien plus grande quantité que chez le mâle dont le sang est chargé d'une matière colorante rose la tétronérythrine. Pour l'auteur la prépondérance du métabolisme des graisses élaborées pour la nutrition des œufs exerce un certain frein sur le développement et peut expliquer les différences de croissances entre les sexes.

Dans ses travaux sur les Cladocères, SMITH (1915) s'est surtout préoccupé d'établir les relations qui peuvent exister entre la physiologie de la croissance et les phénomènes de la reproduction. Mais il ressort très nettement des résultats obtenus qu'une différence dans la teneur en graisses existe dans l'espèce *Daphnia pulex* entre le mâle et la femelle sexuée ou éphippiale. La comparaison des figures 7 et 8 (pages 427 et 428) montre que la femelle sexuée possède des réserves en graisse plus abondantes que celles du mâle et, qu'en particulier, sa chambre à œuf est totalement garnie par une abondante masse de graisse.

La femelle parthénogénétique chez les Daphnies est au contraire moins riche en graisse que le mâle. DE LA VAULX (1921) dit que cette différence se voit à l'œil nu mais ses observations montrent que ce fait dépend simplement du fonctionnement des ovaires qui, chez les femelles parthénogénétiques, pondant un très grand nombre d'œufs, absorbent et utilisent les graisses au fur et à mesure de leur assimilation. Ainsi, aucune accumulation de cette réserve ne se trouve possible dans ce cas particulier.

SMITH (1915) conclut de l'ensemble de ses recherches que chez les Crustacés et chez tous les organismes, à une certaine période de l'évolution des glandes génitales, l'élaboration de graisses pour les besoins de l'ovaire ou des organes annexes caractérise le métabolisme de la femelle tandis que, chez le mâle, cette forme de réserve est moins importante et joue certainement un rôle différent.

Les rapports entre le métabolisme des graisses et la genèse des éléments sexuels ont été constatés chez les Poissons. RIDDLE et BURNS (1927) nous rappellent que MIESCHER a constaté, chez le Saumon, que le sérum du sang est particulièrement riche en lécithine et acides gras à la période de maturation des œufs. Ce fait avait déjà été signalé par NEWBIGIN (1898) et il n'avait pas échappé à SMITH qui établit un rapprochement avec les faits décrits par lui chez les Crabes. Les deux pigments du Saumon, le rouge ou tétronérythrine, extrait de ses muscles, et le jaune ou lutéine, extrait de l'ovaire, présentent des réactions chimiques semblables à celles des pigments de couleurs analogues extraits des Crustacés, leur comportement dans l'organisme est le même et la couleur plus rosée du Saumon mâle adulte est due à la présence de la tétronérythrine. La principale différence entre le Saumon et le Crabe, dit SMITH, consiste en ce que les pigments et les graisses viennent des muscles pour le Saumon, tandis que chez le Crabe ils viennent directement du foie.

Parmi les Poissons, le groupe des Sélaciens est particulièrement favorable à une étude sur l'évolution des graisses. Il se trouve en effet que le tissu adipeux fait à peu près défaut dans la plupart des tissus et c'est le foie qui constitue l'organe de réserve prédominant. L'étude de cet organe nous renseignera donc d'une façon précise sur les phénomènes de mobilisation des graisses en rapport avec la vie sexuelle.

Les travaux de POLIMANTI (1912), ceux de REACH (1912) nous montrent que, chez diverses espèces de Sélaciens, torpille tachetée, petite roussette etc. l'accumulation des graisses dans le foie augmente au moment où l'activité sexuelle va se manifester et, chez les adultes, le foie du mâle est en général plus petit et moins riche en graisse que celui de la femelle.

ANDRÉ (1927), qui a repris cette étude, conclut de ses recherches que, chez les Plagiostomes, le développement du foie et l'importance des réserves adipeuses qu'il contient semblent être en relation étroite avec le développement de l'état fonctionnel des glandes sexuelles. Chez les jeunes, la fonction adipogénétique semble rester latente jusqu'à la maturité sexuelle, le foie est petit et pauvre en graisse. Chez les adultes, au contraire, le foie s'enrichit en graisse et cela d'une façon plus importante dans le sexe femelle.

KOLLMANN, VAN GAYER et TIMON-DAVID (1929) ont étudié le cas du Sélacien *Scyllium canicula*. Ils ont précisé les rapports qui existent entre le développement du foie, son rendement en huile et l'état sexuel de l'animal. En établissant les courbes représentatives de la valeur de chacun des quotients:

Poids du foie	Poids de l'huile du foie	Poids de l'huile
$\frac{\text{Poids du foie}}{\text{Poids total}}$	$\frac{\text{Poids de l'huile du foie}}{\text{Poids du foie} \times 10}$	$\frac{\text{Poids de l'huile}}{\text{Poids total}}$

pour chaque période de la vie du Poisson, on constate que ces courbes sont sensiblement parallèles. L'allure des courbes permet de distinguer, dans l'évolution de la femelle, 5 étapes. Les courbes présentent deux maxima, l'un correspond aux ovules en pleine formation mais de tailles encore réduites, l'autre correspond à la période qui suit l'émission des œufs. Le minimum absolu correspond à l'époque où les ovules ont atteint en grand nombre leur développement complet, aucun d'eux n'ayant encore été pondus. Dès que la ponte est commencée, le sens de la courbe change, les rapports augmentent.

Chez le mâle, la courbe indique une diminution continue de la valeur des rapports depuis le moment où les testicules sont très réduits (2 grammes environ) jusqu'à l'époque de leur parfait développement. Il est important de noter que la valeur absolue des rapports chez le mâle est inférieure à celle des rapports établis pour la femelle. Ainsi ce travail confirme les résultats généraux obtenus dans les recherches antérieures et apporte quelques précisions nouvelles.



ANDRÉ (1927) pense que les faits observés chez les Sélaciens ne sont peut-être pas particuliers à ce groupe et il signale des Poissons osseux chez lesquels, à une période de l'année, les foies des femelles sont plus gros et plus riches en huile.

MILLOT (1928) apporte une confirmation à ces vues. Il a étudié le rapport :

$$\frac{\text{Poids du foie}}{\text{Poids total du corps}}$$

chez les Sélaciens et aussi chez les Téléostéens. Ce rapport est sujet à des variations considérables suivant les espèces et suivant les conditions alimentaires. Cependant, malgré ces variations, on peut, quant aux conditions génitales, constater les faits suivants. La période de repos sexuel est définie, pour chaque espèce, par une valeur fixe du rapport envisagé. En période d'activité, toutes conditions égales d'ailleurs, le rapport s'élève, passe par un maximum avant la maturité des produits génitaux et retourne ensuite progressivement au chiffre normal.

Chez les Oiseaux, comme dans les groupes que nous venons d'étudier, la différence de métabolisme des graisses en rapport avec la sexualité apparaît nettement aux diverses périodes de la vie.

Déjà SMITH (1911) avait noté que la teneur du sang en graisse augmente chez la Poule au moment de la ponte. Les travaux de LAWRENCE et RIDDLE (1916), ceux de WARNER et EDMOND (1917, 1918) de RIDDLE et HARRIS (1918) ont confirmé, généralisé et précisé ces faits.

Une discussion s'est élevée entre ces deux derniers groupes de chercheurs. Elle porte uniquement sur des questions secondaires, en particulier, sur l'opportunité du moment choisi pour effectuer l'analyse, mais les résultats généraux des deux écoles sont semblables. En accord avec ces résultats se trouvent également les recherches plus récentes de RIDDLE et BURNS (1927).

L'ensemble de ces divers travaux démontre que le plasma sanguin des Oiseaux diffère quant à sa teneur en graisse et en phosphore : 1<sup>o</sup> suivant le sexe considéré, le sang de la femelle est plus riche en graisse et en phosphore que celui du mâle, 2<sup>o</sup> suivant la période de développement des ovaires chez la femelle. On est ainsi amené à considérer trois catégories chez les Oiseaux : 1<sup>o</sup> le mâle, 2<sup>o</sup> la femelle inactive, qui est celle dont l'ovaire est en période

de repos, 3<sup>o</sup> la femelle active dont l'ovaire est dans une période d'activité. La teneur du sang en graisse va en augmentant quand on considère chacune de ces catégories dans l'ordre où elles ont été énumérées.

Nous résumons dans le tableau ci dessous les résultats obtenus par les diverses recherches, en indiquant, pour chacune des trois catégories, la moyenne du pourcentage en graisse évalué en milligrammes, tantôt par rapport au plasma sanguin, tantôt par rapport au sang total, suivant les auteurs.

Pourcentage de graisse dans le sang des Oiseaux (en milligrammes)

Auteurs	mâles	femelles inactives	femelles actives	évaluation du pourcentage
LAWRENCE et RIDDLE (1916) . . . . .	0,783	1,076	1,687	sur plasma
WARNER et EDMOND (1917) . . . . .	0,176	0,192	1,109	sur sang total
RIDDLE et BURNS (1927)	1,77	2,02	2,73	sur sang total

On voit, par ce tableau, que si les moyennes des valeurs obtenues diffèrent suivant que le pourcentage a été établi sur le plasma sanguin ou sur le sang total et aussi suivant les espèces étudiées, toutes les recherches concordent cependant pour montrer une différence sensible dans la teneur du sang en graisse suivant la catégorie d'oiseaux examinés et dans le sens que nous avons indiqué plus haut.

Lorsque les dosages du phosphore contenu dans le sang ont été effectués, ils ont donné des résultats à peu près analogues. Pour les femelles en période active, la teneur est plus élevée que chez les femelles inactives et, dans quelques cas, la teneur en phosphore est également plus élevée chez ces dernières que chez les mâles.

Ainsi, dans des groupes comme les Mollusques, les Crustacés, les Poissons, les Oiseaux, qui ont été particulièrement bien étudiés au point de vue de l'évolution de la graisse dans ses rapports avec la vie sexuelle, les résultats des auteurs sont parfaitement concordants. Nous pouvons donc considérer les conclusions comme définitives et les exprimer par les deux propositions suivantes:

1<sup>o</sup>. Il se manifeste, dans les organismes des groupes étudiés, une différence chimique sexuelle sensible, dans la genèse et l'évolution des graisses. L'examen des organes de réserves et l'étude de la composition du sang font apparaître une adipogenèse plus prononcée chez la femelle que chez le mâle, dans une même espèce.

2<sup>o</sup>. Les fluctuations de l'adipogenèse sont en relation avec les conditions de la vie génitale. Une plus grande importance de fabrication des graisses est en corrélation avec la formation des éléments sexuels femelles.

Nous allons examiner ces propositions à deux points de vue. Nous essayerons tout d'abord de fixer leur degré de généralité et nous étudierons ensuite les rapports qu'elles peuvent présenter entre elles.

La généralité de la première proposition paraît devoir être très grande car son énoncé s'applique aux Sporozoaires (JOYET-LAVERGNE 1924, 1925), groupe qui est fort éloigné de ceux étudiés ci dessus, d'autre part nous avons constaté que chez les Mammifères la teneur du sang en graisse est plus élevée pour le sexe femelle.

Cependant nous savons que la prédominance de l'adipogenèse dans le sexe femelle n'est pas absolument générale. Il n'y a pas lieu de s'arrêter au cas des femelles parthénogénétiques de Daphnies car nous avons montré que l'exception qu'elles semblaient réaliser n'était qu'apparente. D'ailleurs, dans cette espèce, la femelle sexuée suit la règle générale. Mais nous devons nous arrêter au cas du Ver à soie. Chez cet Insecte, c'est le mâle qui présente la plus forte teneur en graisse (VANEY et MAIGNON, 1906).

La première proposition est donc l'expression du cas général, mais elle n'exprime pas un fait nécessaire, elle n'est pas la caractéristique chimique absolue d'une différence sexuelle.

La deuxième proposition s'applique aux 4 groupes Mollusques, Crustacés, Poissons, Oiseaux. Les résultats des analyses de sang de Mammifères aux diverses époques de la vie génitale n'ont apporté jusqu'alors aucun résultat bien net. Cependant l'étude de la sexualisation cytoplasmique nous montrera que la proposition peut s'appliquer aux Sporozoaires et aux Végétaux. La deuxième proposition présente donc, comme la première, le caractère d'une grande généralité.

Quels sont les rapports entre les deux propositions énoncées ? Elles semblent tout d'abord très intimement liées l'une à l'autre. La mobilisation des graisses qui se manifeste au moment de la formation des ovules paraît bien en relation très étroite avec l'adipogenèse plus élevée du sexe femelle. Nous avons vu que le Ver à soie constitue une remarquable exception à la première proposition, or, chez cet organisme, la deuxième proposition se vérifie. VANEY et MAIGNON (1906) nous disent en effet: «la grande majorité de la graisse se trouve localisée dans les œufs, car ces derniers renferment 4,22 % de cette substance, alors que l'animal tout entier n'en contient que 2,8 %» (p. 48).

Il convient donc de conserver les textes des deux propositions car ils expriment des faits distincts. Les études de TERROINE et BARTHÉLÉMY (1923) vont nous montrer que la deuxième proposition s'applique aux Batraciens et aussi nous permettre de saisir, sur l'exemple de *Rana fusca*, les relations qui peuvent exister entre les deux énoncés.

L'étude comparée de la teneur en matières grasses des œufs et des organismes femelles donne les résultats suivants. L'organisme tout entier s'enrichit en matières grasses pendant l'été. Pendant l'hiver, il y a une augmentation considérable des corps gras de l'ovaire et une légère diminution des graisses du reste de l'organisme. Il n'y a donc pas synthèse de graisses aux dépens des tissus mais simple transport dans l'ovaire des graisses préalablement accumulées dans l'organisme. Au moment de la ponte, l'organisme sans les ovaires ne contient plus que des quantités faibles de matières grasses. Ce fait doit être rapproché de ce que nous venons de constater pour le Ver à soie. Dans l'organisme de *Rana fusca*, en période de ponte, le taux de la graisse est seulement de 8<sup>gr</sup> par Kilogramme, teneur à peine plus élevée que celle, constante, de 6<sup>gr</sup> par Kilogramme observée lors de la mort par inanition. La ponte se produit donc au moment où tout développement ultérieur des œufs serait impossible.

La signification véritable des rapports qui existent entre les deux énoncés qui sont la conséquence des études que nous venons d'examiner apparaîtra clairement par l'étude de la sexualisation cytoplasmique et de la polarisation sexuelle dont les données reposent d'ailleurs sur des recherches tout à fait indépendantes et différentes de celles que nous venons de décrire.

Il y a toutefois une autre conclusion qui se dégage des rapprochements que nous venons de faire, c'est une réponse générale à la question que nous nous proposons de traiter, dans ce paragraphe, sur les rapports entre les caractères des glandes génitales et les différences chimiques sexuelles. Nous venons de constater en effet qu'il existe une certaine indépendance entre les qualités chimiques des cellules germinales et les qualités chimiques de l'organisme. Nous retrouvons ici des conclusions analogues à celles qui ont été formulées dans le chapitre des différences physiologiques au point de vue de l'indépendance relative entre le soma et le germe. Les résultats de diverses recherches vont nous permettre de confirmer et de préciser cette conclusion.

Pour la gonade mâle, c'est NUSSBAUM (1925a, b) qui, étudiant l'influence de l'âge, de la saison, de la nutrition, sur le testicule, chez les Batraciens, conclut que l'évolution de cet organe est indépendante de celle du reste de l'organisme. Chez l'animal affamé le testicule se nourrit aux dépens des muscles et de la graisse du reste du corps.

En ce qui concerne la gonade femelle, il existe de nombreuses constatations. Nous avons déjà indiqué que TERROINE et BARTHÉLÉMY (1921a) avaient montré que la composition de l'œuf de *Rana fusca* est indépendante des conditions physiologiques de l'organisme. Ces auteurs (1921b), pensant qu'il était inadmissible de supposer une indépendance rigoureuse entre les œufs et l'organisme producteur, ont cherché à établir les rapports entre les œufs et le corps; ils ont obtenu les résultats suivants. A l'époque de la ponte, 1<sup>o</sup> le poids des œufs ovariens de la Grenouille rousse représente 15 % du poids total du corps, 2<sup>o</sup> la quantité de substances grasses et lipoidiques déposées dans les œufs représente 68 % du contenu total de l'organisme en ces matières. TERROINE et BARTHÉLÉMY constatent, en outre, que les rapports pondéraux qu'ils ont obtenus chez la Grenouille se rapprochent de ceux établis par MILROY (1908) sur le Hareng. Les résultats de tous ces auteurs fixent, en quelque mesure, certaines limites à l'indépendance constatée entre l'organisme et les gonades.

L'étude de TERROINE et BELIN (1927), concernant l'influence de l'alimentation sur la composition quantitative de l'œuf de Poule, nous montre que la fixité de composition de l'œuf et son indépendance vis à vis des conditions physiologiques de l'organisme producteur n'est pas une qualité particulière aux Batraciens. Les



auteurs comparent 3 catégories d'œufs: 1<sup>o</sup> les œufs obtenus dans les élevages normaux, 2<sup>o</sup> les œufs que donnent des Poules nourries avec du blé, des pommes de terre et de la poudre de viande privée de corps gras ou lipoides, 3<sup>o</sup> les œufs pondus par des Poules nourries au chènevis, régime riche en graisses. La composition quantitative du blanc et celle du jaune sont remarquablement constantes et indépendantes du sujet producteur et de l'alimentation. Il n'existe pas de changement dans le taux des acides gras quand une Poule pondeuse passe d'un régime riche en glucides et dénué de lipides à un régime riche en matières grasses.

WERTHEIMER (1928) nous montre que la forte teneur en glycogène des œufs de Grenouille se trouve préservée d'une façon toute particulière des fluctuations qui peuvent atteindre les autres organes. Ainsi la strychnine, l'adrénaline déterminent dans tous les tissus une perte importante de glycogène. L'action d'une température élevée, le séjour dans l'azote entraînent aussi une disparition rapide du glycogène dans les cellules somatiques. Or, dans toutes ces conditions expérimentales, l'œuf se comporte d'une façon originale. Il sauvegarde sa teneur en glycogène, à condition de conserver ses relations avec l'organisme maternel. Les œufs extraits du corps, ceux qui ne reçoivent plus ni sang ni influx nerveux, perdent leur qualité d'être réfractaires à toute substance agissant sur le glycogène. Si les cellules germinales peuvent se comporter d'une façon tout à fait originale, qui les distingue physiologiquement des autres cellules de l'organisme, apportant ainsi une preuve nouvelle de leur indépendance relative, il existe cependant des corrélations intimes nécessaires entre le soma et le germe.

Quel est le mécanisme qui assure cette indépendance physiologique relative des cellules germinales dans l'organisme? En ce qui concerne les œufs les travaux de BIALASZEWICZ (1929) nous donnent quelques précisions. Dans ses recherches sur le liquide intermicellaire de l'œuf, l'auteur nous montre que les liquides intermicellaires des ooplasmes de diverses espèces présentent entre eux, au point de vue de la concentration des électrolytes dans le milieu de dispersion, des différences minimales. Ces différences sont bien inférieures à celles qui existent entre les concentrations des mêmes substances dans le plasma sanguin des espèces étudiées. Le liquide intermicellaire de l'ooplasme est une solution caractérisée par une composition minérale spécifique, de concentration

inférieure, qui diffère essentiellement de celle des liquides circulant dans l'organisme. Le liquide de l'ooplasme est nettement plus riche en sels de potassium et beaucoup moins riche en sels de sodium que les humeurs, la concentration en sels de calcium étant à peu près la même dans les divers cas. Le rôle de la composition de ce liquide dans les échanges intracellulaires est indéniable, une corrélation entre sa composition originale et l'indépendance physicochimique relative des cellules germinales femelles apparaît très probable.

#### 4. Les différences physico-chimiques sexuelles chez les Végétaux

Le règne végétal a été l'objet d'un petit nombre de recherches au point de vue des caractères physicochimiques qui peuvent séparer les sexes aussi avons nous relativement moins de résultats que pour le règne animal.

LAURENT, J. (1906) établit la comparaison entre les pieds mâles et les pieds femelles de *Mercuriale* d'un même champ dont il a étudié quelques centaines d'exemplaires. La récolte de fin juillet lui donne un poids moyen de 10<sup>gr</sup>,6 par individu mâle tandis que le poids moyen du pied femelle est de 16<sup>gr</sup>,2. Le 16 août suivant, dans une parcelle identique, le poids moyen des mâles est de 21<sup>gr</sup>,85: il est de 41<sup>gr</sup>,32 pour les femelles. La dessiccation complète des uns et des autres montre que la matière sèche des mâles est de 13,37 % en juillet et 15,16 % en août, alors que dans les pieds femelles, les chiffres sont les suivants: 14,29 % en juillet et 16,83 % en août. En outre, la tige des pieds femelles est plus épaisse, plus trapue, avec des formations secondaires sensiblement plus développées et des cellules de plus grand diamètre.

SOUVILLE (1925) conteste ces derniers résultats; l'examen de coupes transversales faites en des régions homologues de tiges mâles et femelles ayant terminé leur croissance ne donne rien de semblable. La seule différence notée est que, dans les tiges femelles, les cellules de l'écorce, notamment celles de l'assise sous épidermique, sont plus grandes que dans les tiges mâles.

LAURENT estime que les différences sexuelles qu'il a constatées dans la *Mercuriale* sont semblables à celles que présente le Chanvre. Dans cette dernière plante, en effet, les pieds femelles sont en général plus vigoureux, fournissent une filasse plus grossière et ont des fibres péryccliques d'un plus grand diamètre. Il estime que ces faits constituent une confirmation de l'hypothèse qu'il

a émise: «le type femelle coïncide avec une pression osmotique plus élevée». L'auteur passe en revue un certain nombre de variations sexuelles des Végétaux, elles lui paraissent s'accorder avec son hypothèse. Malheureusement on doit remarquer que la base expérimentale de la théorie proposée, à savoir, la constatation de la plus grande pression osmotique du sexe femelle, n'a été l'objet d'aucune vérification directe de la part de l'auteur.

SPRECHER (1913) a précisément fait cette étude sur les genres *Cannabis* et *Rumex* en mesurant le point de congélation des extraits végétaux de l'un et l'autre sexe. Il a mesuré également les poids d'extraits secs et les poids de cendres. Les expériences ont été faites au cours de deux années dont les saisons furent assez dissemblables; en 1910, l'été fut pluvieux et froid tandis que l'été de 1911 fut chaud et sec. Cependant, les résultats obtenus furent concordants.

Les expériences montrent, qu'au moment de la floraison, il y a effectivement une différence de pression osmotique entre les sexes, mais cette différence est dans un autre sens que celui imaginé par LAURENT. Le problème est d'ailleurs assez complexe; la concentration du suc des plantes varie suivant les individus, la saison, le temps, le sol; bref, elle dépend des conditions extérieures. En tenant compte de ces divers facteurs, SPRECHER arrive aux conclusions suivantes quant aux déterminations des valeurs de la pression osmotique.

Pour *Rumex acetosa* en 1910:

mâles: Point de congélation du suc:  $-0^{\text{d}},6337$ ; Pression osmotique: 7,67 atmosph.

femelles: Point de congélation du suc:  $-0^{\text{d}},5957$ ; Pression osmotique: 7,21 atmosph.

Des feuilles prises séparément ont donné la même différence entre les sexes, c'est à dire une supériorité d'environ 0,5 atmosphère en faveur du sexe mâle.

Les valeurs obtenues pour le Chanvre sont un peu plus élevées, mais les différences sont analogues, la moyenne obtenue est:

mâles: 10,578 atmosphères,

femelles: 10,104 atmosphères.

A quelle différence dans les qualités physico-chimiques de la plante peut on attribuer la valeur plus élevée de la tension osmo-

tique du sexe mâle ? Les mesures faites sur le Chanvre ont montré qu'un litre de suc extrait des mâles contient 10 grammes de substances sèches de plus qu'un litre de suc femelle. Les cendres étant en quantité plus faible chez les mâles, la substance organique doit y être plus abondante. Effectivement, il y a, dans ce sexe, 12 grammes de plus de matières organiques que dans l'autre sexe, pour chaque litre de suc extrait.

La plus forte pression osmotique des mâles est due à des substances organiques; sucres, acides organiques plutôt qu'aux sels minéraux. Le poids moléculaire moyen est plus élevé chez le mâle parceque les substances organiques ont, en général, un poids moléculaire plus élevé que celui des substances minérales.

L'accumulation des substances organiques s'effectue parallèlement au développement de la plante; les mâles seraient donc à un stade de développement plus avancé que les femelles et la différence de pression osmotique des deux sexes ne constituerait nullement une différence essentielle, mais elle serait seulement temporaire et due à des degrés divers de développement. L'auteur nous fait remarquer, très judicieusement, que deux individus ayant le même nombre de jours d'existence ne sont pas forcément du même âge au point de vue physiologique. Ici, précisément, la plante mâle, ayant terminé le cycle de son développement plus tôt que la plante femelle, se trouve être à un stade un peu plus avancé au moment de la floraison.

La pression osmotique des plantes mâles diminue après la floraison et passe par les valeurs de la pression osmotique des plantes femelles. Le maximum de pression osmotique chez ces dernières est atteint au moment de la maturation des graines.

Nous voyons que SPRECHER a parfaitement compris toute la complexité du problème des comparaisons sexuelles physico-chimiques; la nécessité d'une connaissance précise des conditions extérieures et l'importance de l'étude du développement total. A l'image de ce que nous avons vu déjà, au sujet des Animaux, la Biochimie sexuelle des Végétaux exige des recherches sur les cycles comparés du développement de l'un et l'autre sexe.

La plus grande valeur de la pression osmotique chez la plante mâle au moment de la floraison, tout en constituant une différence seulement temporaire n'en est pas moins un caractère sexuel physico-chimique important, ainsi que nous pourrions en juger par l'étude des renversements de sexe (chap. XII).

SATINA et BLAKESLEE (1926a) ont fait l'étude des différences chimiques que présentent les extraits des feuilles des plantes vertes, suivant que ces feuilles appartiennent à l'un ou l'autre sexe.

Dans le cas du *Rhamnus*, ils ont obtenu les résultats suivants. L'extrait de feuilles dans l'alcool à 60 % présente une couleur jaunâtre pour les femelles, tandisque la couleur est verdâtre chez les mâles. Les oxygénases ont été décelées par trois méthodes:

1<sup>o</sup>  $\alpha$  naphthol et diméthyl p. phénylène diamine, 2<sup>o</sup> solution alcoolique de gaïac, 3<sup>o</sup>  $\alpha$  naphthol.

Pour apprécier la teneur en peroxydases, les auteurs utilisent les trois méthodes précédentes mais en présence d'eau oxygénée. Dans quatre séries sur six, la réaction fut plus forte avec les extraits des feuilles venant des pieds femelles.

L'acidité totale fut mesurée par le nombre de gouttes de solution décénormale de potasse nécessaire pour obtenir la neutralité, la phénolphthaléine servait d'indicateur. Dans cinq séries, sur six étudiées, les extraits femelles furent plus acides que les extraits mâles. Les autres différences sexuelles physico-chimiques établies dans ce travail se rattachent à la réaction de MANOÏLOFF, elle seront étudiées dans un autre chapitre. Notons, toutefois, que les différences de pH des extraits ne semblent pas être en rapport avec le sexe. Dans la plus part des types étudiés on constate, en outre, que les femelles ont une teneur en tannin plus élevée que celle des mâles.

SATINA et BLAKESLEE (1927) apportent quelques compléments à leur étude précédente sur les plantes vertes. Ils montrent, par des essais portant sur 90 individus, que les extraits de feuilles vertes, par l'action de l'alcool à 60<sup>d</sup>, donnent, dans la majorité des cas (66 %), un extrait plus jaune pour les feuilles femelles que pour les feuilles mâles.

La quantité de carotène a été déterminée dans les feuilles de deux individus de *Morus* et de deux individus de *Rumex acetosella*, sur 5 grammes de feuilles fraîches pour chaque essai. La teneur en carotène est appréciée par la méthode colorimétrique. La solution obtenue par l'action de l'éther de pétrole correspond pour la femelle de *Morus* à 0,09 % de solution de bichromate de potassium. Une solution retirée d'une façon analogue pour le mâle de la même espèce correspond à une quantité de bichromate plus faible, 0,07 % seulement. Dans le cas du *Rumex*, les chiffres obtenus sont: 0,07 % pour la femelle et 0,04 % pour le mâle.



D'autres essais ont été faits avec *Morus* (feuilles fraîches) et avec *Cannabis* (feuilles sèches), par l'application de la méthode d'adsorption fractionnelle de TSVETT. Dans tous les cas étudiés, la teneur en carotène s'est montrée plus élevée dans les feuilles femelles que dans les feuilles mâles.

Les raisons qui, au sujet des différences sexuelles physiologiques, nous ont fait considérer les Mucorinées comme constituant un matériel favorable aux recherches sur la sexualité restent valables pour l'étude des différences physico-chimiques.

SATINA et BLAKESLEE (1926) montrent que, dans une espèce, il y a entre le sexe (+) et le sexe (—) des différences dans la teneur en peroxydases et dans la valeur de l'acidité totale des extraits, tandis que la valeur du pH des extraits ne semble pas en rapport avec le sexe. Nous verrons plus loin (chap. VII), qu'en rapprochant ces faits des résultats que donnent les réactions sur les pouvoirs réducteurs, les auteurs peuvent conclure, par analogie avec les qualités physico-chimiques sexuelles des plantes vertes, que le sexe (+) des Mucorinées étudiées est le sexe femelle, tandis que le sexe (—) est le sexe mâle.

BRESLAUER (1912) indique l'absence d'invertase dans le sexe (—) de l'espèce *Mucor hiemalis*. KOSTYTSCHEW et ELIASBERG (1919 et 1922) trouvent également que, dans l'espèce *Mucor racemosus*, le sexe (—) est le seul à posséder une invertase.

SATINA et BLAKESLEE (1928a) ont repris cette étude des différences sexuelles en diastases. Ils se demandent si les races cataloguées (+) et (—), dans l'espèce *Mucor hiemalis* correspondent bien à des sexes semblables dans l'espèce *racemosus*. Leurs recherches ont porté sur un grand nombre de races; 24 races de *Mucor* (+) et (—) appartenant à 10 espèces et 8 genres. Dans chaque expérience réalisée, l'hydrate de carbone est la seule source de carbone de la nutrition. Les études ne sont pas limitées à la recherche de la sucrase, elles portent aussi sur différentes autres diastases.

La tréhalase, la maltase et l'émulsine existent dans toutes les espèces. L'amylase et la glycogénase ont été trouvées dans toutes les espèces sauf une. La lactase existe dans 4 espèces, l'inulase et la sucrase dans 2 espèces. Mais contrairement aux conclusions des auteurs précédents, SATINA et BLAKESLEE n'ont constaté dans aucun cas de différence qualitative entre les sexes quant à la teneur en carbohydrases.

Dans un autre travail, SATINA et BLAKESLEE (1928b) étudient la teneur en sucres des Mucors. Leurs mesures sont faites, pour chaque espèce, dans le sexe (+) et dans le sexe (—). Elles comportent des déterminations faites sur 70 races (+) et (—), appartenant à 20 espèces et 11 genres, en ce qui concerne les sucres réducteurs. Pour les sucres non réducteurs, les recherches ont porté sur 60 races (18 espèces et 10 genres).

Les résultats obtenus sont les suivants: dans la majorité des cas, il y a plus de sucre dans le (+) que dans le (—) d'une même espèce. Ainsi, dans 74 % des cas, pour le sucre réducteur et le sucre total, l'avantage est à la race (+). En ce qui concerne le sucre non réducteur, il est encore plus abondant pour la race (+) mais dans 66 % des cas seulement. La moyenne pour les races (+) se trouve ainsi être plus élevée pour les diverses variétés de sucres et la teneur en hydrates de carbone pourrait constituer chez les Mucorinées un caractère sexuel physico-chimique.

Dans la même publication, les auteurs traitent, d'une façon accessoire, la question des graisses. Ils déterminent la teneur en lipides de diverses espèces de Mucors, par un seul procédé d'étude: l'extraction au moyen de l'éther de pétrole. Aucune différence sexuelle n'apparaît alors entre les races (+) et (—). La question est d'ailleurs difficile et les auteurs ne semblent pas très assurés de la précision de leur méthode, toutefois, ils notent que leurs résultats sont en accord avec ceux que KORDES avait acquis par l'étude microscopique de 5 espèces de Mucors.

Etant donné l'importance que présente pour notre sujet la détermination exacte de la teneur en graisses ou lipides, nous devons nous arrêter aux résultats obtenus pour en faire l'étude critique. En réalité, dans une question aussi délicate, des études superficielles sont toujours insuffisantes. Dès 1925 nous avons insisté sur les difficultés de la technique en cytologie: «Dans l'état actuel de la technique, il n'y a pas une méthode unique de travail en cytologie, mais bien un faisceau de procédés de recherches. La concordance des résultats obtenus par l'utilisation de procédés qui doivent être aussi différents que possible les uns des autres, constitue un des éléments les plus importants pour l'appréciation des résultats. L'étude de l'ensemble des constituants d'une cellule donne, par les rapports qu'elle permet d'établir, une connaissance beaucoup plus précise sur chacun des éléments cytoplasmiques,

q'une étude limitée à une seule catégorie de constituants cellulaires» (JOYET-LAVERGNE, 1925 h, page 15).

Il semble bien que cette opinion soit aujourd'hui celle de la plupart des cytologistes et en 1929, FEYEL (C. R. Soc. Biologie, t. 101, p. 362), n'ayant probablement pas eu connaissance de nos publications, insiste sur les qualités d'une méthode de travail tout à fait semblable à celle préconisée plus haut, il lui donne le nom de méthode convergente.

En ce qui concerne la recherche des lipides chez les *Mucorinées*, nous avons précisément une étude très approfondie faite par SCHOPFER (1927) puis par CHODAT et SCHOPFER (1927), sur l'espèce *Mucor hiemalis*. Dans son travail sur la sexualité des Champignons, SCHOPFER (1928) nous décrit l'ensemble des procédés utilisés pour la recherche des graisses, il y a bien là un véritable faisceau de procédés assez distincts, donnant des résultats concordants. La détermination des graisses a été faite par les 6 procédés suivants : acide osmique, écarlate R, sulfate bleu de Nil, soudan III, rouge neutre et acétate de cuivre. La précision et la variété des méthodes employées nous permettent de considérer les résultats obtenus dans cette étude approfondie comme des résultats définitifs. Ils apportent la démonstration d'une différence de teneur en graisses en rapport avec le sexe : la forme (+) est plus riche que la forme (—). Nous verrons plus loin, les raisons pour lesquelles les auteurs considèrent la forme (+) comme représentant le sexe femelle.

Parallèlement à la différence de teneur en graisse se manifeste aussi un dimorphisme sexuel relatif à la carotène, cette dernière substance étant le solvant des lipides. SCHOPFER (1928) a suivi l'évolution de ce dimorphisme, il montre ses variations en fonction du milieu et conclut qu'en présence d'une quantité limite, faible, d'azote, c'est le rapport  $\frac{\text{maltose}}{\text{asparagine}}$  le plus grand, c'est à dire le milieu le plus déséquilibré qui conditionne l'apparition du dimorphisme sexuel biochimique lié à la carotène. Ce dimorphisme n'apparaît donc pas comme un caractère absolu et général mais conditionnel et relatif. Il est lié tout d'abord au couple de races étudié et ensuite au milieu, à ses constituants. Si le milieu est trop pauvre en glucides, il n'apparaît pas.

Il existe enfin une différence chimique entre les progamétanges, au point de vue de leur teneur en graisse. LENDNER (1908)

a remarqué que l'un des progamétanges, celui qui a la plus grande taille, renferme des globules gras de couleur jaune orangé tandis que l'autre, de taille plus réduite, est incolore. CHODAT et SCHOPFER (1927) ont fait une constatation analogue, mais les déductions qu'ils en tirent faisant appel à la connaissance des notions de sexualisation cytoplasmique ne pourront être traitées que dans un autre chapitre.

Les différences chimiques sexuelles des Mucorinées apparaissent encore dans les préférences chimiques qui se manifestent chez les Champignons *Parasitella* suivant le sexe de leur hôte.

BURGEFF (1924) nous montre que si les deux sexes de *Parasitella* peuvent former des galles avec *Rhizopus*, quel que soit le sexe de l'hôte, avec l'espèce *Absidia glauca* il n'en est plus de même. La race (+) de *Parasitella* ne peut alors former de galles qu'avec le sexe (—) de l'hôte *Absidia* et la race (—) ne donne des galles qu'avec le sexe (+) de son hôte.

Nous avons vu, plus haut, que SATINA et BLAKESLEE avaient précisé les caractères biochimiques des races (+) et (—) et, par analogie avec les plantes vertes, attribué à la race (—) le sexe femelle. Dans une autre publication (1926c), ces auteurs montrent que la race IV de *Parasitella*, considérée par BURGEFF comme (+) a précisément les réactions biochimiques du type femelle, or, elle a des préférences pour la race (—) de la Mucorinée *Absidia*. Au contraire, les races I, II et III de *Parasitella* que BURGEFF range dans le type (—) ont des réactions biochimiques mâles. Ainsi, les interprétations données par SATINA et BLAKESLEE au point de vue de l'attribution de la qualité femelle au type (·) se trouvent confirmées.

### 5. Conclusions

L'étude des différences physiques ou chimiques qui, dans une espèce déterminée, séparent les deux sexes est une étude encore peu avancée. Des résultats pourront être obtenus dans les groupes les plus divers et probablement aussi par l'étude de caractères chimiques ou physiques très variés. Le cadre de ces recherches se trouve d'ailleurs élargi par la possibilité de faire apparaître, grâce à des conditions expérimentales particulières, des différences qui dans les conditions de la vie normale nous auraient peut-être échappé. C'est le cas, par exemple, du dimorphisme sexuel carotène si bien mis en évidence par SCHOPFER dans l'espèce *Mucor hiemalis*.

Il existe, en effet, des différences sexuelles physico-chimiques à l'état potentiel, comme il existe, d'ailleurs, des potentialités de différences physiologiques. Cette analogie entre les deux catégories de caractères ne saurait nous surprendre. En réalité, les qualités physiologiques et les qualités physico-chimiques sont intimement liées les unes aux autres et il doit arriver que les différences que nous rangeons dans l'une des catégories, celle du cadre physiologique, par exemple, soient simplement l'expression, dans le fonctionnement de l'organisme, de qualités d'ordre physique ou d'ordre chimique.

L'intérêt considérable que présente la poursuite des études sur les différences sexuelles physico-chimiques apparaît d'une façon trop évidente pour qu'il soit utile d'insister sur ce sujet. Nous pensons qu'il sera plus profitable de nous arrêter un peu sur les méthodes qui logiquement semblent pouvoir être appliquées à de semblables recherches.

Si le caractère qui différencie les sexes est un caractère d'ordre qualitatif. S'il est représenté, soit par la présence d'une substance déterminée, soit par l'existence d'une qualité physico-chimique précise, substance ou qualité que l'un des sexes soit seul à posséder, la réalisation de conditions rigoureusement homologues pour la comparaison à établir aura une importance qui pourra ne pas être très grande. La qualité qui se trouve être l'apanage de l'un des sexes pourra parfaitement apparaître dans des conditions expérimentales assez variées. C'est le cas qui se présente pour les hormones génitales.

Si, au contraire, la différence physico-chimique recherchée est d'ordre quantitatif. Si le caractère sexuel consiste en une différence d'intensité d'une qualité qui, tout en étant commune aux deux sexes, se présente avec des modalités différentes suivant le sexe considéré, les conditions expérimentales de la recherche devront être singulièrement plus précises.

Pour que, de la comparaison de deux organismes, le mâle et la femelle d'une même espèce, on puisse déduire l'existence d'un caractère proprement sexuel, il faut que les êtres, les organes, les tissus ou les extraits de tissus soumis à la comparaison, se trouvent rigoureusement dans les mêmes conditions. La seule différence existant entre les éléments comparés doit être le sexe. On voit combien la question est délicate et combien la réalisation de cette homologie parfaite sera difficile à obtenir avec certitude.



Il s'agit, en effet, non seulement de s'assurer que les conditions de milieu sont rigoureusement semblables, mais encore de faire intervenir l'aspect dynamique du problème. L'organisme que nous étudions à un moment déterminé ne représente qu'une étape dans l'évolution de l'individu; il a un passé physiologique et physico-chimique, passé dont les influences peuvent se faire sentir. Il a également un avenir et les deux organismes que nous allons comparer devront être pris à des étapes homologues. En d'autres termes, le côté dynamique de la question n'a pas moins d'importance que son aspect statique.

C'est parceque l'examen de l'aspect dynamique du problème a une grande importance que nous avons pu constater combien les renseignements apportés par les auteurs qui, dans leur étude du caractère sexuel, s'étaient astreints à établir les courbes évolutives des caractères, se trouvent être plus précieux que les renseignements apportés par des études plus rapides.

Les recherches qui font ainsi abstraction de cet aspect du problème risquent fort de n'apporter des résultats définitifs, quant aux différences sexuelles qu'elles font apparaître, que si ces différences sont d'ordre qualitatif. Est ce la raison pour laquelle divers auteurs se rattachent avec une prédilection si marquée vers la conception explicative des hormones sexuelles? Nous avons dit ce que nous pensions des avantages et inconvénients d'une telle conception (chap. V).

Un examen rapide des diverses catégories de différences physiques ou chimiques que nous avons notées au cours de notre étude montre que la plupart de ces différences peuvent s'interpréter comme les manifestations d'un métabolisme différent suivant le sexe considéré.

Les diverses catégories d'aliments; protides, glucides et lipides ne suivent pas la même évolution dans le sexe masculin que dans le sexe féminin et, déjà, en ce qui concerne les graisses, les précisions que nous possédons s'affirment et nous permettent d'entrevoir des caractères différentiels sexuels pouvant avoir une certaine généralité.

Les différences physico-chimiques qui existent dans les humeurs: sang, hémolymphe, dans la sève, traduisent, elles aussi, un comportement du métabolisme général qui est différent suivant le sexe considéré.

Telle est l'impression générale qui se dégage d'une rapide vue d'ensemble. Si, maintenant, nous voulons bien réfléchir sur chacun des cas particuliers examinés au cours de cette étude, nous verrons que le caractère sexuel physique ou chimique constaté est susceptible de varier sous l'influence de facteurs divers: âge, milieu, nutrition etc. .. et que, presque toujours, certains de ces facteurs peuvent avoir une influence considérable, influence beaucoup plus importante que celle du sexe.

Cette constatation de l'importance souvent relativement faible que présente le facteur sexe sur les caractères physiques ou chimiques étudiés souligne l'intérêt capital qu'il peut y avoir à réaliser les conditions expérimentales d'une homologie parfaite pour les deux termes de comparaison dont on suivra les courbes évolutives. Elle nous aide aussi à comprendre les contradictions qui apparaissent parfois entre les auteurs. Si le facteur sexe a une influence relativement faible sur le caractère étudié, il sera parfois difficile de faire ressortir cette influence, il sera infiniment plus commode de la nier.

Les recherches sur les différences sexuelles physico-chimiques auront d'autant plus de chances d'aboutir à des conclusions intéressantes qu'elles sauront mieux s'astreindre à des conditions expérimentales rigoureusement connues. Il est préférable, en cette matière, de limiter au besoin strictement le cadre des investigations mais en cherchant à approfondir la question étudiée plutôt que d'obtenir une vue plus superficielle sur un cadre expérimental plus vaste. Etant donné l'importance considérable du problème à résoudre, un résultat, même s'il est limité, aura, s'il est définitif, une grande portée. Apporter un moellon solide à un édifice qui sera stable nous paraît constituer, pour le chercheur, un objectif plus digne d'efforts que celui qui vise à l'accumulation de matériaux nombreux et imparfaits. Ces matériaux, très souvent inutilisables, ne peuvent contribuer que bien faiblement aux progrès futurs.

## CHAPITRE VII

# LES RÉACTIONS CHIMIQUES CARACTÉRISTIQUES DU SEXE

1. La réaction de MANOÏLOFF. 2. Étude chimique de la réaction. 3. La signification physiologique de la réaction de MANOÏLOFF. 4. Les diverses autres réactions caractéristiques du sexe. 5. Étude comparée des tests proposés; leur signification

L'étude faite au chapitre précédent nous a démontré l'existence d'un certain nombre de différences chimiques entre le mâle et la femelle d'une même espèce. Nous avons vu que ces différences pouvaient apparaître par l'étude des organismes, des organes ou des humeurs. Nous devons donc nous demander s'il sera possible, au moyen de réactions chimiques appropriées, de faire apparaître, soit entre les organismes, soit entre les tissus homologues, soit dans l'examen du sang ou de la sève, une qualité chimique qui puisse établir le diagnostic du sexe.

La recherche du diagnostic du sexe a particulièrement préoccupé les auteurs, mais la question que nous envisageons présente un intérêt encore plus grand, au point de vue général, parceque la signification physiologique d'un test capable de déceler le sexe apportera incontestablement des précisions importantes sur les caractères de la sexualité. Nous examinerons donc les divers tests proposés au double point de vue de leur utilisation comme méthode de diagnostic et de leur signification physiologique.

La réaction de MANOÏLOFF a fait l'objet d'un grand nombre de recherches, c'est à elle que nous consacrerons la plus large place.

### 1. La réaction de MANOÏLOFF

MANOÏLOFF (1923, 1924) a découvert une réaction qui était tout d'abord destinée à fixer le sexe du sang mais dont l'emploi a été ensuite généralisé. L'auteur a donné de sa réaction un certain nombre formules, nous n'indiquerons que les 3 principaux types.

#### Type N° 1

1° Réactif: eau oxygénée à 0,5 %,

2° Réactif: 8<sup>cc</sup> de ninhydrine à 1 % et 2<sup>cc</sup> de potasse à 10 %,

3° Réactif: violet de méthyle à 1‰ (marque GRÜBLER).

Les réactifs doivent être préparés au moment où on va s'en servir, ils doivent être purs.

On place, dans 3<sup>cc</sup> du sérum à étudier, 3 gouttes du premier réactif et 5 à 6 gouttes du deuxième réactif (mélanger sans agiter). On ajoute 3 gouttes du troisième réactif et on laisse le mélange de  $\frac{1}{4}$  d'heure à  $\frac{1}{2}$  heure à la température de la salle. Il y a décoloration dans le tube contenant le sérum mâle, tandis que le tube contenant le sérum femelle donne une décoloration faible. Les sérums provenant du bétail ou de la volaille donnent environ 70 % de résultats exacts sur les types jeunes. Pour les individus âgés ou castrés, la réaction est plus faible ou moins typique.

#### Type N° 2

Cette réaction est surtout destinée aux érythrocytes,

1° Réactif: permanganate de potassium à 1 %,

2° Réactif: eau oxygénée à 0,5 %,

3° Réactif: acide chlorhydrique à 40 % (40 HCl + 60 H<sup>2</sup>O),

4° Réactif: thiosinamine à 2 % (solution aqueuse faite à chaud et filtrée),

5° Réactif: potasse à 10 %.

Pour que la réaction donne des résultats plus nets, il est avantageux d'ajouter, à la fin du mélange, une goutte de solution aqueuse de violet de méthyle à 0,5 %, ou encore, une goutte de violet Dahlia à 0,2 %.

La réaction s'effectue de la façon suivante: on verse d'abord 5 gouttes du premier réactif, 3 gouttes du deuxième, 3 gouttes du troisième, 5 gouttes du quatrième, 3 gouttes du cinquième et enfin une goutte de Dahlia ou de violet de méthyle. Le sang mâle sera plus décoloré que le sang femelle. On peut, au préalable,

faire une émulsion de sang comme si on voulait procéder à un WASSERMANN. Il y a 70 à 80 % de résultats positifs. Les tubes contenant les globules mâles sont plus décolorés que les tubes contenant les globules femelles.

### Type N° 3

Dans cette dernière méthode, MANOÏLOFF a ajouté un ferment destiné à mettre l'hormone en liberté. On recueille dans 10<sup>cc</sup> de sérum physiologique 1<sup>cc</sup> de sang, les globules se déposent au fond du tube. Au moment de procéder à une détermination on agite de façon à obtenir une concentration dont la couleur serait la même que celle d'une émulsion de 1<sup>cc</sup> de sang normal dans 60<sup>cc</sup> de sérum. On prend 3<sup>cc</sup> de ce mélange et on ajoute successivement la série des réactifs ci dessous :

1<sup>o</sup> Réactif : solution aqueuse de papaïotine MERCK à 1 % (elle doit être filtrée).

2<sup>o</sup> Réactif : solution alcoolique de Dahlia (GRÜBLER) à 1 % ou de violet de méthyle à 1 % (après filtration).

3<sup>o</sup> Réactif : solution de permanganate de potassium à 1 %.

4<sup>o</sup> Réactif : acide chlorhydrique dilué (40<sup>cc</sup> de HCl concentré avec 60<sup>cc</sup> d'eau distillée).

5<sup>o</sup> Réactif : solution de Thiosinamine à 2 % (la solution est faite à chaud et filtrée).

On ajoute aux 3<sup>cc</sup> d'émulsion à étudier 10 gouttes du premier réactif (1 minute), 3 gouttes du deuxième réactif (mélanger sans agiter), puis, 3 gouttes du troisième réactif (ne pas agiter), puis, 3 gouttes du quatrième réactif et enfin 5 gouttes du cinquième. L'émulsion du sexe mâle sera décolorée, celle du sexe femelle restera colorée.

Avec ce procédé, (type N° 3) MANOÏLOFF a obtenu les meilleurs résultats. Il a de 86 à 96 % de résultats positifs. L'auteur insiste sur l'importance de la dilution qui doit être favorable à la différenciation sexuelle. Dans les cas douteux, il convient d'introduire un correctif en modifiant le nombre des gouttes. Le mécanisme de la réaction est dû, sans aucun doute, à des processus d'oxydation et le rôle principal, dans cette réaction, est joué, d'après l'auteur, par la papayotine et la thiosinamine. Lorsque le test se trouve en défaut, on peut faire une correction, en ajoutant du permanganate, de l'acide chlorhydrique et de la thiosinamine.



La réaction de MANOÏLOFF est d'une utilisation assez délicate. Elle a cependant été appliquée avec succès par de nombreux auteurs. SCHTZEGLWA (1924) obtient 92 % de résultats exacts. ISSAEWA (1924) obtient plus de 97 % de cas pour lesquels la réaction se vérifie. EGOROW (1923), opérant sur un nombre de cas trop réduit, n'a obtenu que 62,5 % de résultats favorables. GOSTI-MIROVIÉ (1928) opérant sur 400 cas obtient un pourcentage de 96,5 % de résultats exacts en utilisant la correction de MANOÏLOFF. Il obtient seulement 70 à 80 %, s'il n'applique pas le correctif.

Les analogies chimiques que l'on admet entre le sang et la chlorophylle ont suggéré à MANOÏLOFF l'idée d'essayer la réaction du sexe sur la chlorophylle des plantes dioïques. Après avoir extrait la chlorophylle par l'action, sur les feuilles, soit de l'alcool à 60 %, soit de l'acétone, l'auteur applique l'un des trois types de réactions décrits plus haut. Il obtient des résultats analogues à ceux donnés par le sang. Si la chlorophylle vient d'une plante femelle, le réactif n'est pas décoloré, ou l'est très faiblement. Si c'est une plante mâle qui a fourni la chlorophylle, le réactif est décoloré.

GRÜNBERG (1924) a appliqué avec succès la réaction de MANOÏLOFF à un certain nombre de plantes dioïques: *Urtica dioïca*, *Cannabis sativa*, *Populus*, *Hippophae rhamnoides*, *Begonia* etc.: Il a constaté que la chlorophylle n'était pas la seule partie de la plante capable de donner la réaction du sexe. L'extrait d'une fleur de *Begonia*, presque totalement dépourvu de chlorophylle, indique, par son action sur le réactif, le sexe dont il provient. Ainsi, l'hormone sexuelle, à laquelle les divers auteurs dont nous avons parlé attribuent la réaction de MANOÏLOFF, serait répandue dans les diverses parties de la plante. Les résultats obtenues avec des méthodes un peu différentes par POPOW (1925, 1926) et par MINENKOFF (1925) se trouvent en accord avec ceux des travaux précédents.

Des auteurs qui n'appartiennent pas à l'école russe ont également appliqué la méthode de MANOÏLOFF avec succès.

SATINA et DEMEREC (1925) obtiennent de bons résultats avec un matériel assez varié: sang de souris ou de mouton, sérum du sang de pigeon, mouche à fruit (*Drosophila virilis*), cladocères, châtons de saule et châtons de peuplier. Ils notent que la réaction est très délicate. Une légère erreur dans la méthode ou une défec-tuosité dans le matériel entraînent des résultats non concluants.

Il est essentiel de ne pas dépasser la teneur 60 % d'alcool dans la solution alcoolique utilisée et de ne point laisser séjourner le matériel plus de 24 heures dans cette solution, sans cette précaution, les enzymes sont détruites: «otherwise the enzymes which produce the reaction are likely to be destroyed».

BANTA et SATINA (1925) appliquent la réaction de MANOÏLOFF à l'étude des Cladocères. Dans l'espèce *Moina macrocopa*, les recherches ont porté sur 200 à 300 individus. Les femelles donnent une faible coloration violette, tandis que les mâles restent incolores. L'espèce *Daphnia pulex* a été étudiée avec un matériel plus abondant et sur des individus en période d'activité sexuelle. Trois lots ont été examinés: les femelles comprenaient deux groupes de 200 individus, les mâles formaient un groupe de 350 individus enfin le troisième lot était constitué par des femelles parthénogénétiques en période de reproduction. Après action de l'alcool à 60 %, les divers réactifs furent appliqués. Les femelles sexuées donnèrent une couleur violette prononcée; les femelles parthénogénétiques une coloration violette, mais beaucoup moins intense; les mâles restèrent incolores.

SATINA et BLAKESLEE (1926b) ont appliqué la réaction à un grand nombre de plantes vertes de types variés, leur étude porte sur 172 cas compris dans 19 espèces et 14 genres. Il y a eu 90 % de résultats conformes aux prévisions. Dans une autre série de recherches (1927), portant également sur de nombreux types de plantes, le pourcentage de résultats positifs a été de 85 %.

STEELE et ZEIMET (1926) ont étudié le sang de divers animaux: chats, pigeons, volailles. Les essais pratiqués, ont été nombreux, plus de 150. Les résultats exacts atteignent de 70 à 80 %. Les auteurs peuvent, en outre, reconnaître le sexe des jeunes poulets ou pigeons (de 1 à 12 jours) en appliquant la réaction à la pulpe des plumes.

CREW (1926) a fait l'étude de la réaction sur les Oiseaux. Il conclut que la réaction de MANOÏLOFF permet de reconnaître le sexe: «Male can certainly be distinguished from female by this test». L'auteur signale le cas de diverses poules dont le sexe a été l'objet d'un renversement total, ces animaux donnent la réaction de leur sexe originel.

FALK et LORBERBLATT (1927) proposent une simplification de la méthode. L'oxydation de la p. leucaniline incolore s'effec-

tuerait en présence du chlorure ferrique et donnerait la p. ros-aniline. Sur divers types, la réaction de MANOÏLOFF a donné de bons résultats. Avec les solutions de sang, avec les extraits des feuilles, il est nécessaire d'employer le permanganate puis un agent réducteur tel que la thiosinamine. On peut, toutefois, remplacer la thiosinamine par un autre réducteur comme un thiosulfate.

Un certain nombre d'auteurs n'ont pas obtenu les résultats attendus. CALISTO (1926) a étudié le sang du Cobaye, il conclut de ses expériences «qu'elles portent à croire que la réaction de MANOÏLOFF n'est pas applicable au sang du Cobaye». DAHLGREN (1926) n'a pu obtenir aucun résultat clair avec divers animaux et quelques plantes. Les essais de NIELSEN (1927) sur divers végétaux, lui ont bien montré que, pour diverses espèces, les individus femelles ont un pouvoir de réduction un peu plus fort que les individus mâles, mais les variations entre les plantes, suivant leur localité d'origine, se trouvent être parfois plus grandes que la différence qui existe entre le mâle et la femelle d'une même localité.

FERREIRA DE MIRA (1928) a étudié le sang du Lapin. Il a utilisé la méthode du nombre des gouttes de permanganate, d'après la modification proposée par FALK et LORBERBLATT. Aucune différence nette n'apparaît entre le sang de l'un et le l'autre sexe. POLONOVSKI et BOULANGER (1929) ont appliqué la réaction sur 45 cas pour le sang de l'homme. Ils ont obtenu sur le sexe masculin 8 résultats positifs sur 15 cas et, dans le cas du sang de femme, 11 résultats positifs sur 13 cas examinés. Tous les sangs de femmes enceintes (16) ont donné une réaction de sang d'homme. Les auteurs concluent en rejetant sans appel l'emploi de la réaction pour le diagnostic du sexe du sang.

Nous devons remarquer que les recherches des auteurs qui ont apporté des résultats favorables à la réaction de MANOÏLOFF portent, en général, sur des expériences plus nombreuses et plus variées, que celles qui ont conclu à des résultats négatifs. Étant donné les difficultés techniques, difficultés signalées d'ailleurs par les divers expérimentateurs qui ont conclu en faveur de la réaction, étant donné aussi la complexité des problèmes envisagés, sans contester la valeur des résultats négatifs, nous devons dire que ces résultats ne suffisent pas à faire rejeter la réaction de MANOÏLOFF. Ils nous apportent, toutefois, un appel à la prudence dont nous tiendrons compte.

Des résultats positifs ayant été obtenus sur des cas très divers, dans des groupes assez variés du règne animal et végétal, il apparaît que la réaction de MANOÏLOFF pourrait être capable de nous révéler un caractère chimique sexuel d'une grande généralité. A ce titre, la signification véritable de cette réaction mérite une étude approfondie, c'est cette étude que nous allons faire.

## 2. Étude chimique de la réaction

MANOÏLOFF ne donne que des explications assez vagues sur le mécanisme de sa réaction. Toutefois, il la rattache nettement à la présence d'une substance indéterminée, une hormone probablement, qui caractériserait l'un des sexes. La présence de cette hormone, empêchant la formation de la leucobase dans l'un des deux sexes, le sexe femelle, entraînerait la différence de coloration obtenue dans la réaction. C'est pour favoriser la mise en liberté de cette hormone hypothétique que l'auteur a introduit la papayotine dans sa réaction du type N° 3, la papayotine étant en effet destinée à dégager l'hormone de son substratum albuminoïde. La réaction du type N° 3 est celle qui donne les meilleurs résultats parmi les modalités proposées par MANOÏLOFF et un certain nombre d'auteurs semblent partager les vues relatives à l'hormone. Nous devons remarquer que, dans cette conception, la réaction de MANOÏLOFF est considérée comme un *test qualitatif*. Les résultats des recherches approfondies faites sur le mécanisme chimique de la réaction nous montreront pourquoi cette conception doit être définitivement abandonnée.

L'étude de GALWIALO, WLADIMIROW, VINOGRADOW et OPPEL (1926) comporte un examen minutieux des diverses phases de la réaction (type 3) au point de vue de leur signification chimique.

1<sup>o</sup> Réactif: — Dans une série d'expériences comparatives, les auteurs démontrent que le rôle de la papayotine est très faible. Elle utilise une faible quantité de permanganate, mais sa présence n'est pas utile à la réaction.

2<sup>o</sup> Réactif: — La matière colorante a la propriété de s'oxyder rapidement en milieu acide par l'action du permanganate et de se décolorer. Avec des substances plus facilement oxydables, la quantité de permanganate à employer sera moindre. Les auteurs donnent un tableau des quantités de permanganate  $\frac{N}{10}$  nécessaires pour obtenir la décoloration dans la réaction de MANOÏLOFF en

utilisant divers colorants: vert lumière, Dahlia, vert malachite, fuchsine, cristalviolet; les expériences étant faites en présence de 2<sup>cc</sup> de sérum. Les résultats obtenus montrent, qu'avec des proportions convenables des réactifs, il est possible de remplacer les couleurs utilisées les unes par les autres.

3<sup>o</sup> et 4<sup>o</sup>. Réactifs. — Le permanganate agit comme un oxydant en milieu acide. Il agit d'abord sur les substances facilement oxydables dans le liquide de recherches puis sur la matière colorante. Par suite des processus d'oxydation, une partie du permanganate tombe sous la forme d'un précipité sombre qui est un superoxyde de manganèse.

5<sup>o</sup> Réactif. — Diverses expériences montrent que le rôle de la thiosinamine consiste en une réduction du superoxyde de manganèse, d'où il résulte un éclaircissement du liquide et un arrêt de la réaction qui pourrait s'effectuer entre le superoxyde de manganèse et la substance colorante. La thiosinamine peut-être remplacée par d'autres substances réductrices comme l'oxalate de sodium, l'hyposulfite . . . .

Les oxydations effectuées par le permanganate s'accomplissent dans l'ordre suivant:

- 1<sup>o</sup> substances facilement oxydables du mélange,
- 2<sup>o</sup> substance colorante,
- 3<sup>o</sup> utilisation de la thiosinamine.

Les éléments qui sont en faible quantité dans les extraits étudiés, comme les acides aminés, les hormones du sang, n'ont aucune influence sur la marche de la réaction. Les substances albuminoïdes utilisent le permanganate surtout d'après leur teneur en tyrosine, tryptophane ou composés du groupe pyrrol.

L'examen de liquides organiques riches en albuminoïdes, comme le sérum, le lait, permet de penser que la réaction est dominée par la masse albuminoïde du mélange. Etant données les conditions de la réaction, fort agent oxydant et milieu très acide, durée de la réaction et température du milieu, enfin le résultat que donne la présence de l'acide cyanhydrique, il n'y a pas à retenir l'hypothèse de l'hormone.

ALSTERBERG et HAKANSSON (1926) recherchent également la signification chimique des diverses étapes de la réaction du type 3. Ils montrent, en étudiant un matériel d'origine végétale, *Salix purpurea* (feuilles mâles), puis un matériel d'origine animale,



sang de Lapin, que la couleur de la réaction de MANOÏLOFF dépend de la quantité d'extrait étudiée.

Les auteurs démontrent, par l'étude de l'action d'une substance réductrice, le bisulfite de sodium en solution aqueuse à 2 %, que la réaction est uniquement dirigée par la présence de substances oxydo-réductrices, ici, les substances organiques de l'extrait. Il n'y a aucune espèce de substance spécifique ni aucune hormone caractéristique du sexe.

La papayotine ne sert pas à extraire l'hormone hypothétique elle joue le rôle d'un réducteur et, il est possible, en ajoutant, à divers extraits, de l'eau distillée avec des quantités toujours plus fortes de papayotine, d'obtenir toute la série des réactions, du type mâle au type femelle.

La couleur employée agit, en partie comme une substance organique, en partie comme un indicateur, suivant que ce sont les substances réductrices ou les substances oxydantes qui se trouvent en excès dans la réaction. Les substances réductrices sont elles en excès dans le milieu? la couleur se trouve alors protégée d'une transformation par le permanganate et nous avons une réaction femelle. S'il y a, au contraire, un excès de moyens d'oxydation, la couleur sera atteinte et nous aurons la réaction mâle. Effectivement, en utilisant des proportions convenables de bisulfite de sodium comme réducteur et en faisant varier le nombre de gouttes de Dahlia, les auteurs obtiennent la série des couleurs intermédiaires devant démontrer la justesse de leur interprétation.

Le permanganate de potassium agit en qualité de facteur d'oxydation; une quantité déterminée du réactif agit sur les substances réductrices du milieu. La marche de la réaction d'oxydation peut d'ailleurs s'accomplir en milieu alcalin comme en milieu acide. Si on change la quantité de permanganate du milieu, on peut intervertir le résultat de la réaction. Les auteurs font une expérience avec du sérum de Lapin mâle; lorsque les quantités de permanganate passent de 0<sup>cc</sup>,40 à 0<sup>cc</sup>,25, la couleur de la réaction change. Ainsi, sur du sang de Lapin mâle, on peut, en faisant varier les proportions de permanganate, obtenir, soit une réaction incolore du type mâle, soit une réaction colorée du type femelle.

La thiosinamine joue le rôle d'un facteur de réduction. Par elle, l'excès de permanganate et le superoxyde de manganèse se trouvent réduits. Il est possible d'ailleurs que le mélange incolore

de Dahlia, oxydé dans la solution, se trouve de nouveau réduit par la thiosinamine et redonne alors une forme colorée. En utilisant la thiosinamine comme agent réducteur, il est possible d'obtenir, sur une même liqueur, la série des réactions, du type mâle au type femelle.

En résumé, de l'étude critique de ALSTERBERG et HAKANSSON, il résulte que la signification chimique de la réaction est la suivante: lorsque les substances réductrices se trouvent en excès dans le liquide étudié, la couleur persiste, c'est le cas d'une substance d'origine femelle; lorsque, au contraire, les substances réductrices sont en proportion moindre la couleur s'atténue, on obtient la réaction du type mâle. La quantité de substance qui doit servir aux recherches, les proportions des divers réactifs utilisés sont des éléments ayant une grande importance dans la marche de la réaction.

Des essais ont été effectués par ALSTERBERG et HÅKANSSON sur un matériel assez varié: sang de Lapin; extraits de muscles de Moineaux, mâles et femelles; testicules et ovaires de Maquereaux. Ce dernier matériel a donné des résultats parfaitement conforme à la prévision de MANOÏLOFF, mais les autres matériaux ont donné des résultats variables. Il en est de même du matériel végétal étudié: soit le pollen et les carpelles de plantes hermaphrodites: Magnolia, Tulipe, Pivoine; soit les extraits d'inflorescences de plantes monoïques: *Carpinus betulus*, *Fagus silvatica*, *Alnus alnobetula*. Les réactions de ces divers végétaux ne sont pas toujours celles annoncées par MANOÏLOFF.

Il est démontré que la réaction ne décèle aucune substance spécifique du sexe. Elle peut faire apparaître la différence dans les moyens de réduction dont dispose chaque sexe, mais elle aurait besoin, pour cela, d'un remaniement sérieux qui lui apporterait une précision qu'elle ne possède pas.

SCHMIDT et PEREWOSKAJA (1926) admettent l'explication du chimisme de la réaction exposée par GALWIALO et ses collaborateurs. Les essais pratiqués sur du sang d'Homme ont donné 50 à 60 % de résultats exacts, mais avec le sang normal de Lapin ou de Mouton, les prévisions de la réaction se sont trouvées réalisées dans les proportions de 90 à 95 %. Toutefois, les lapines ou les brebis en état de grossesse donnent en général la réaction du type mâle.

Pour étudier le mécanisme de la réaction, les auteurs prennent du sang qui a donné un résultat positif avec la réaction de MANOÏLOFF, ils cherchent alors à séparer l'influence des éléments figurés de l'influence du sérum et arrivent à cette conclusion que la substance responsable de la réaction se trouve dans le sérum.

MANOÏLOFF prétend que le sérum femelle inactivé ne donne plus la réaction. Les auteurs ont pris du sérum de brebis qu'ils ont maintenu 30 minutes au bain marie de 56 à 60<sup>d</sup>, le sérum ainsi traité a donné une réaction aussi nette que du sérum normal. La dialyse par une membrane de collodion n'a pas enlevé, non plus, la qualité du sérum de brebis qui lui permet d'enrayer la décoloration du Dahlia. La qualité appartient donc à une substance du sérum que ni l'inactivation ni la dialyse ne peuvent détruire. La conception de MANOÏLOFF au sujet de l'hormone est fausse.

Il y a entre le sérum du mâle et celui de la femelle, dans l'espèce Mouton, une différence de poids spécifiques. Ces poids sont respectivement : 1,0253 pour le bélier et 1,0286 pour la brebis. Ils sont en rapport avec la teneur en substances organiques plus élevée dans le sang femelle. C'est cette différence chimique entre les sexes qui est la cause des différences de pouvoir oxydant que la réaction de MANOÏLOFF nous révèle entre le sang du mâle et le sang de la femelle d'une même espèce. Il convient donc de faire les mesures suivantes : 1<sup>o</sup> poids spécifiques, 2<sup>o</sup> teneurs en albuminoïdes, 3<sup>o</sup> pouvoirs oxydants. Les résultats de ces trois sortes de mesures, faites sur les sérums de sexes différents dans la même espèce, nous permettront de voir si la conception exposée ci dessus est exacte.

Pour les deux premières catégories de mesures, SCHMIDT et PEREWOSKAJA utilisent les méthodes classiques. Quant à la mesure du pouvoir oxydant, c'est précisément la réaction de MANOÏLOFF qui devrait la donner; en réalité, les auteurs utilisent une modification de cette réaction qui est la méthode de POPOW.

POPOW a fait un titrage quantitatif du sang étudié au moyen du permanganate. Il compare deux émulsions contenant la même quantité d'hémoglobine, et, au moyen d'une pipette graduée, il mesure la quantité de permanganate qui est utile pour obtenir la décoloration totale du Dahlia. L'auteur fixe ainsi la quantité de substances oxydables contenues dans le sang. Il démontre que, dans la plus part des cas, il faut plus de permanganate pour le sang femelle que pour le sang mâle d'une espèce.

SCHMIDT et PEREWOSKAJA, en utilisant cette méthode, exprimeront le pouvoir réducteur du sérum par le nombre de centimètres cubes de la solution de permanganate à  $\frac{n}{10}$  employée pour obtenir l'oxydation de 2<sup>cc</sup> de sérum, dans le système : «sérum + Dahlia + Thiosinamine».

Les mesures des auteurs ont porté sur 29 hommes, 25 femmes et aussi sur 12 lapins. Les résultats des analyses faites, sur le sang humain, sont résumés dans le tableau ci dessous, dans lequel les sérums sont rangés par ordre de densités croissantes. La teneur en albuminoïdes est exprimée pour 100 parties de sérum, la richesse en substances réductrices est exprimée par le nombre de centimètres cubes de permanganate à  $\frac{n}{10}$  utilisés pour 100<sup>cc</sup> de sérum.

Poids spécifiques du sérum	Hommes		Femmes	
	teneur en albuminoïdes	cent. cubes	teneur en albuminoïdes	cent. cubes
		$\frac{n}{10}$ Mno <sup>4</sup> k sur 100 <sup>cc</sup> de sérum		$\frac{n}{10}$ Mno <sup>4</sup> k sur 100 <sup>cc</sup> de sérum
1,0240—1,0250	6,79	410	—	—
1,0250—1,0260	7,43	425	7,72	450
1,0260—1,0270	7,85	475	8,13	470
1,0270—1,0280	—	—	8,21	480
1,0280—1,0290	8,67	525	8,50	515
1,0290—1,0300	—	—	—	—
1,0300—1,0310	—	—	9,16	575
moyennes	7,69	458,75	8,34	498

De l'examen du tableau donné par SCHMIDT et PEREWOSKAJA il résulte qu'il existe un parallélisme entre la teneur en albuminoïdes du sérum et le poids spécifique. Comme d'autre part, il y a une corrélation entre les poids spécifiques et les quantités de permanganate utilisées, le permanganate employé a du servir à l'oxydation des albuminoïdes du sérum.

La plus grande densité du sérum chez le sexe féminin apparaît être un caractère sexuel qu'on peut retrouver chez divers Mammifères, les auteurs ont vérifié son existence dans les espèces Mouton

et Lapin. Ils signalent, en outre, diverses publications dans lesquelles se trouve indiquée la plus grande teneur en albuminoïdes du sang femelle: BUNGE, C. SCHMIDT, ABDERHALDEN.

SCHMIDT et PEREWOSKAJA donnent, finalement, l'interprétation suivante de la réaction de MANOÏLOFF. Plus le sérum est riche en matières organiques et plus la quantité de permanganate utilisée pour leur oxydation sera grande, il est possible alors qu'il en reste trop peu pour détruire la couleur elle même et le mélange restera coloré, c'est le cas d'une réaction du sang femelle. Si, au contraire, le sérum contient moins de substances organiques, il est moins réducteur, il y a peu de permanganate utilisé, celui qui reste disponible est suffisant pour entraîner la décoloration du colorant, on a ainsi une réaction du type mâle. GOSTIMIROVIÉ (1928) attribue, lui aussi, à la teneur en albuminoïdes du sang le rôle principal dans le résultat de la réaction de MANOÏLOFF.

SCHRATZ (1926, 1928) a fait également une étude critique de la réaction de MANOÏLOFF. Les recherches ont porté particulièrement sur un matériel végétal. Il arrive à des conclusions qui confirment celles des travaux que nous venons d'étudier. La réaction de MANOÏLOFF n'est, en aucune façon, un test qualitatif, elle est l'expression de différences quantitatives. La concentration, la masse des extraits étudiés sont des facteurs ayant une grande importance dans la marche de la réaction. La papayotine n'est pas un ferment destructeur d'albuminoïde, elle agit comme substance réductrice. L'indicateur montre si les éléments d'oxydation ou de réduction se trouvent en excès dans le milieu. Le permanganate agit comme un oxydant des substances organiques, de la papayotine et de l'indicateur. La thiosinamine détruit le bioxyde de manganèse en excès. La réaction de MANOÏLOFF est un test permettant de mettre en évidence les processus d'oxydo-réduction. Elle est insuffisante comme moyen de diagnostic du sexe.

RIDDLE et REINHART (1927) montrent, par les variations des résultats obtenus sur le Pigeon, que la réaction de MANOÏLOFF n'est pas un test qualitatif. Elle est une réaction purement quantitative, plus favorable d'ailleurs à la mesure du métabolisme qu'à la détermination du sexe.

FERREIRA DE MIRA (1927) étudie le mécanisme de la réaction de MANOÏLOFF. Il peut reproduire la réaction par l'action de sub-



stances réductrices et il conclut, comme les auteurs précédents, à la responsabilité des substances oxydo-réductrices du mélange. Cet auteur croit, toutefois, contrairement à l'opinion de SCHMIDT et PEREWOSKAJA (1926), que les substances réductrices, intervenant dans la réaction, existent dans les globules en plus grande quantité que dans le plasma.

POLONOVSKI (1929), POLONOVSKI et BOULANGER (1929) arrivent aux mêmes conclusions que leurs prédécesseurs quant à la critique du chimisme de la réaction. Les réactifs préconisés par MANOÏLOFF n'ont rien de spécifique: la papayotine est inutile, la thiosinamine peut-être remplacée par d'autres agents réducteurs. La réaction n'est spécifique ni d'une hormone, ni d'une substance inconnue sous la dépendance des phénomènes sexuels. Les résultats des recherches de PRÁWDICZ-NEMINSKI (1928) se trouvent également en accord avec les conclusions des autres auteurs.

En somme, les résultats généraux des démonstrations apportées par GALWIOLO et ses collaborateurs, par ALSTERBERG et HÅKANSSON, par SCHMIDT et PEREWOSKAJA concordent d'une façon remarquable pour fixer les caractères chimiques de la réaction de MANOÏLOFF. Les remarques faites par SCHRATZ, RIDDLE et REINHART, FERREIRA DE MIRA, POLONOVSKI et BOULANGER confirment l'interprétation du chimisme de la réaction.

La conception primitive de MANOÏLOFF doit être abandonnée, la réaction n'est pas due à l'existence d'une hormone ou de toute autre substance caractéristique d'un sexe; elle est purement quantitative et exprime les différences des pouvoirs d'oxydo-réduction des liquides examinés.

Les conclusions ainsi établies peuvent être considérées comme définitives, elles vont avoir une grande importance au point de vue de l'étude physiologique de la question que nous allons maintenant traiter.

### 3. La signification physiologique de la réaction de MANOÏLOFF

Si la conception primitive de MANOÏLOFF s'était trouvée vérifiée par l'expérience, le problème eut été singulièrement simplifié et on excuse, un peu, le mouvement d'humeur de certains auteurs lorsqu'ils constatent que la réaction est loin de réaliser toutes les espérances qu'on avait placées en elle. Nous ne nous laisserons pas impressionner par l'expression de ces déceptions et nous examinerons froidement les faits.

Il se trouve que la réaction de MANOÏLOFF met simplement en évidence une différence physico-chimique sexuelle banale, nous allons donc nous retrouver dans les conditions d'études normales d'un caractère physico-chimique. Nous avons précisément étudié, avec détail, ces conditions, dans le chapitre précédent et nous avons pu voir toute la complexité des problèmes qui se posent à leur sujet. Les difficultés que nous allons maintenant rencontrer dans l'étude physiologique de la question ne vont donc pas nous surprendre.

Le pouvoir d'oxydo-réduction d'un liquide ou tissu de l'organisme est une qualité qui peut varier sous l'influence de multiples facteurs. Si nous ne pouvons, dans les conditions de notre recherche, éliminer ces facteurs ou tenir compte de leur valeur exacte, la comparaison que nous allons faire au point de vue sexuel risque fort d'être inexacte. La difficulté d'étude se trouve encore accrue par l'importance relative des divers facteurs. Il n'est point du tout prouvé que le facteur sexuel soit précisément un des facteurs dominants du caractère étudié. Ainsi, la différence sexuelle physico-chimique cherchée peut, même si elle existe réellement, se trouver, dans divers cas, voilée par la prédominance de certaines circonstances.

Or, que des facteurs autres que le sexe aient une influence sur le résultat obtenu dans l'essai de la réaction de MANOÏLOFF, voilà un fait que les auteurs ont très justement souligné.

Nous savons que les diverses espèces sont inégalement favorables à l'étude. Ainsi, ALSTERBERG et HÅKANSSON (1926) constatent que si les feuilles de *Petasites albus* donnent bien les résultats attendus, celles de *Melandrium rubrum* donnent des résultats irréguliers. Si dans 4 cas la réaction se trouve vérifiée, pour 8 autres elle est inversée, enfin pour 1 cas les deux sexes donnent la même coloration.

Les diverses parties d'une plante ne réagissent pas de la même façon. SATINA et BLAKESLEE (1926b) avaient déjà insisté sur la nécessité de comparer des organes analogues. ALSTERBERG et HÅKANSSON (1926) nous montrent que si, dans l'espèce *Salix alba*, les extraits de feuilles suivent la loi de MANOÏLOFF, les châtons donnent, au contraire, des résultats inverses. Pour *Rhodolia rosea* les extraits de fleurs femelles réagissent conformément à la loi de MANOÏLOFF, les extraits de feuilles se comportent autrement.

BURGEFF et SEYBOLD (1927) imaginent une méthode de mesure du pouvoir réducteur d'un extrait d'après la durée de la phase de réduction du permanganate. L'application de cette méthode à l'espèce *Mercurialis annua* montre que si, pour les feuilles, l'extrait femelle est plus réducteur que l'extrait mâle, quand on compare les racines, on obtient le résultat inverse, l'extrait le plus réducteur se trouve, cette fois, dans l'organe mâle.

L'influence de l'âge de l'organe est également importante. SATINA et BLAKESLEE (1926) comparent toujours les feuilles à la même période de la vie de la plante. Ils ont choisi comme période l'époque de la floraison. Sur le Chanvre, les feuilles inférieures d'un pied mâle donnent une réaction femelle par rapport aux feuilles supérieures du même pied. On constate exactement l'inverse si, dans un pied femelle, on compare les feuilles supérieures aux feuilles inférieures. Dans diverses espèces de *Rumex* les feuilles supérieures donnent une réaction femelle quand on les compare aux feuilles inférieures.

SCHRATZ (1926), appliquant la réaction de MANOÏLOFF à des plantes mâles de *Melandrium* ou de *Curcubita*, constate que les feuilles les plus âgées ont vis à vis des plus jeunes une réaction femelle.

ALSTERBERG et HÅKANSSON (1926) notent que, dans l'espèce *Carpinus betulus*, les inflorescences les plus jeunes sont moins réductrices que les autres. Si on considère les inflorescences mâles, on constate que leur pouvoir réducteur va en augmentant jusqu'à un maximum qui est atteint au moment de la floraison. Des phénomènes semblables se retrouvent chez *Fagus silvatica* et dans la Pivoine.

Par l'application de leur méthode de dosage au permanganate, BURGEFF et SEYBOLD (1927) confirment les résultats généraux précédents. Ils constatent que l'âge des organes entraîne un accroissement de leur pouvoir réducteur.

SATINA et BLAKESLEE (1927) soulignent, dans leur travail, l'importance de l'état du développement pour l'application de la réaction de MANOÏLOFF. Dans les recherches sur les Mucors, les meilleurs résultats sont ceux que donnent des cultures âgées de 7 à 10 jours. Pour les plantes vertes, le maximum de différence que la réaction puisse faire apparaître est obtenu 3 ou 4 semaines après la floraison. Les feuilles cueillies au moment de la floraison

présentent au contraire les différences sexuelles les plus faibles. Il est important de noter que les deux tests, l'action du permanganate de potassium et la réaction de MANOÏLOFF, donnent ici des résultats parallèles.

L'état physiologique de l'organisme a une répercussion sur l'évolution de la réaction. NIELSEN (1927) a noté que les variations entre les plantes provenant de localités diverses (ayant par conséquent subi des conditions physiologiques générales différentes) sont parfois plus grandes que les différences qui existent entre le mâle et la femelle d'une même localité.

L'étude de RIDDLE et REINHART (1927a) a précisément fait ressortir avec netteté, sur le cas du Pigeon, l'influence considérable que pourra avoir l'état de l'organisme sur le résultat de la réaction de MANOÏLOFF. D'une façon générale la comparaison du mâle et de la femelle en période de repos sexuel donne les résultats prévus par la réaction, mais si l'un ou l'autre des sexes examinés se trouve dans une période particulière de sa phase de reproduction les résultats sont profondément troublés. C'est ainsi que la femelle qui est en période d'ovulation donne presque toujours la réaction du type mâle. Une inversion analogue est également fréquente pour la femelle qui est en période d'incubation. Les auteurs trouvent l'explication de ces phénomènes dans les résultats de leurs recherches sur le métabolisme et ses rapports avec la vie sexuelle du Pigeon.

Dans une autre publication, RIDDLE et REINHART (1927b) nous montrent que le sang d'un Pigeon, mâle ou femelle, donne une couleur plus claire (réaction du type mâle) en période active que pendant la phase inactive du cycle de la reproduction. Si on fait la réaction de MANOÏLOFF sur le sang des oiseaux qui viennent de faire un vol de 10 minutes on obtient une coloration plus claire que celle que donne le sang des mêmes animaux prélevé avant l'exercice. Le sang des animaux jeunes donne également une coloration plus claire que celui des animaux âgés. Les extraits aqueux de tissus actifs donnent une coloration plus faible que les extraits des tissus réputés moins actifs. Les glandes de l'oviducte ne donnent pas la même couleur en période de sécrétion active qu'en période de repos. RIDDLE et REINHART estiment que la réaction de MANOÏLOFF constitue un meilleur test pour apprécier les variations du métabolisme que pour diagnostiquer le sexe.

On a pu constater chez les Mammifères des résultats se rapprochant de ceux que nous venons de décrire pour les Oiseaux. Le sang de Lapin et celui de Mouton donnent à SCHMIDT et PEREWOSKAJA (1926) des résultats conformes aux prévisions de MANOÏLOFF dans des proportions qui varient de 90 à 95 %, or, presque toujours, pour la brebis ou la lapine en état de grossesse le résultat est inversé, on obtient la réaction du sang mâle. POLONOVSKI et BOULANGER (1929) ont fait l'examen du sang de 16 femmes enceintes, ils ont obtenu, chaque fois, la réaction du type masculin.

Les états pathologiques ont une répercussion sur les résultats obtenus avec la réaction de MANOÏLOFF. Dans ses recherches sur cette question, POPOW (1925) constate qu'il y a parmi les malades deux catégories. Le sang d'homme provenant de malades des deux sexes atteints d'affections sur les glandes endocriniennes donne souvent des résultats inexacts, 42 % seulement des résultats se trouvent conformes à la prévision. Les autres malades donnent 84 % de résultats exacts. POPOW estime que ces faits apportent une preuve de l'existence de l'hormone hypothétique qui serait la cause de la réaction de MANOÏLOFF. Nous savons, d'après l'exposé ci dessus, ce qu'il convient de penser au sujet de cette hypothèse de l'hormone et nous croyons que l'explication du fait signalé se rattache plutôt au rôle des sécrétions internes dans le métabolisme.

Le fait que, d'après POPOW, le sang des femmes atteintes de tuberculose ou de la maladie de BASEDOW donne une réaction du type masculin nous paraît exprimer la différence dans le mécanisme des oxydations intracellulaires qui est une conséquence de l'état pathologique. L'une et l'autre de ces deux maladies entraînent précisément une augmentation du métabolisme de base, l'organisme femelle basedowien ou tuberculeux se trouve ainsi rapproché des conditions physiologiques générales réalisées par un organisme mâle et c'est ce phénomène que traduit, à notre avis, l'inversion des résultats obtenus, dans ce cas, par l'application de la méthode de MANOÏLOFF.

Les diverses constatations que nous venons de faire nous montrent bien toute la complexité du problème posé par la réaction de MANOÏLOFF. Il s'agit bien là d'un caractère physico-chimique de différence sexuelle et toutes les précautions dont nous avons démontré la nécessité, au chapitre précédent, pour l'étude de ces caractères devront être prises pour ce cas particulier.



Le caractère MANOÏLOFF nous a arrêté longuement parceque son allure un peu énigmatique lui a valu une bibliographie abondante et qu'il a bénéficié de nombreuses recherches, recherches parmi lesquelles nous avons noté d'ailleurs des travaux remarquables; mais il nous a arrêté aussi parceque, ayant la prétention de dévoiler un caractère sexuel très général, il était, de ce fait, extrêmement important à bien connaître pour une étude sur la physico-chimie de la sexualité.

Si la réaction de MANOÏLOFF s'est trouvée si difficile à interpréter et a demandé de si longues recherches c'est parceque, dès l'origine, le problème s'est trouvé faussement aiguillé par l'adoption de l'hypothèse de l'hormone, conception à vrai dire bien tentante parcequ'elle fournissait sans effort supplémentaire toutes les explications désirables, mais hypothèse singulièrement décevante comme nous avons pu le constater.

Les résultats et les opinions contradictoires exprimés au sujet de l'interprétation physiologique de la réaction de MANOÏLOFF laissent une impression de grand scepticisme sur l'efficacité de la méthode. Il nous semble que l'opinion de ALSTERBERG et HÅKANSSON, émise cependant dès 1926, traduit exactement cette impression. Les auteurs se demandent dans quelle mesure la réaction est capable d'apporter la preuve d'une différence sexuelle entre les pouvoirs d'oxydation et de réduction, les phénomènes de réduction étant plus marqués dans le sexe femelle. «Es entsteht also die Frage, in welchem Maße die von MANOÏLOFF ausgearbeitete Reaktion ausreicht, um eine solche in der ganzen Organismenwelt generell geltende Regel festzustellen, daß bei Weibchen Reduktionsprozesse, bei Männchen Oxydationsprozesse vorherrschen» (1926, p. 260). A la question ainsi posée les auteurs répondent que la réaction de MANOÏLOFF constitue une méthode trop insuffisante pour qu'on puisse exprimer à son sujet un énoncé ayant une aussi grande généralité.

Si nous devons nous en tenir strictement aux résultats apportés par la réaction de MANOÏLOFF, comme le font certains auteurs, c'est bien cette opinion qui résumerait l'état de la question. Mais nous avons d'autres moyens de savoir si le caractère physico-chimique sexuel dont nous venons de parler existe réellement et d'autres catégories de recherches vont nous apporter les éclaircissements nécessaires.

Il convient d'examiner tout d'abord les recherches faites en vue de perfectionner la réaction de MANOÏLOFF. Nous avons déjà parlé de la méthode de POPOV (1925) qui substitue à une simple comparaison de couleurs l'évaluation du nombre de gouttes de solution de permanganate nécessaire pour satisfaire à l'oxydabilité du milieu étudié. C'est une modification analogue qui est établie par POLONOVSKI et BOULANGER (1929).

Les auteurs étudient l'oxydation permanganique des sangs, des sérums et des globules d'hommes et de femmes. Ils rendent le milieu acide avant d'utiliser le permanganate: à  $3^{\text{cc}}$  de sérum dilué au  $\frac{1}{10}$ , acidifiés par  $1^{\text{cc}}$  de HCl à 40 %, on ajoute  $5^{\text{cc}}$  de  $\text{MnO}_4\text{K}$  à  $\frac{\text{N}}{20}$  puis, une minute exactement après, on décolore le perman-

ganate en excès par  $4^{\text{cc}}$  d'une solution d'oxalate de soude  $\frac{\text{N}}{20}$ . Finalement, on titre en retour l'oxalate restant par la même solution de  $\text{MnO}_4\text{K}$  à  $\frac{\text{N}}{20}$ , jusqu'à rose persistant. L'examen de 41 sérums a donné les résultats suivants:

Hommes: 11,16 — 13,5 — 11,5 — 11,8 — 13,6 — 12,16 — 13,16 — 11 — 13,5 — 12,8 — 13,6 — 12,5 — 13,6 — 10,5 — 11,3 — 13,8 — 12,3 — 11 — 12,8.

La moyenne pour les hommes est de 12,35. Les écarts maxima sont 10,5 — 13,8. Femmes: 14,16 — 13,8 — 14,6 — 13,5 — 13 — 13,5 — 12,6 — 13,8 — 10,6 — 11,3 — 14,33 — 14,66 — 13,66 — 14,5 — 11,16 — 11,16 — 14,16 — 12 — 13 — 12,5 — 12,33.

La moyenne pour les femmes est de 13,08. Les écarts maxima sont 10,6 — 14,66.

«Les différences entre les deux sexes sont donc très petites, en moyenne de l'ordre de  $0,7^{\text{cc}}$   $\frac{\text{N}}{20}$ , soit  $\frac{2}{3}$  de goutte de  $\text{MnO}_4\text{K}$  à 1 %».

Effectivement, ce sont là des chiffres faibles, toutefois la méthode montre bien l'existence de différences dans le sens prévu par la réaction de MANOÏLOFF. Or, après avoir constaté la faiblesse des différences obtenues, les auteurs formulent les conclusions suivantes qui sont un peu inattendues: «En dehors des cas extrêmes et d'une simple constatation statistique qui ne prend sa pleine

valeur que de la comparaison de milliers de sangs différents, il ressort de toutes nos expériences que la réaction de MANOÏLOFF demeure sans aucune valeur et sans aucun intérêt pour la détermination du sexe du donneur».

L'opinion ainsi exprimée n'est pas la conclusion logique des expériences faites. La méthode utilisée est très différente de la réaction de MANOÏLOFF. Les auteurs ont supprimé deux réactifs sur cinq, parfois même trois réactifs sur cinq, puisque, dans certains cas, le vert de méthyle n'est pas nécessaire. Ils ont modifié l'ordre d'action des réactifs. La seule conclusion qu'on puisse déduire de leurs résultats est que le procédé utilisé par eux fait apparaître entre les pouvoirs de réduction du sang d'homme et du sang de femme une différence bien faible.

Les chances qu'avait la réaction de MANOÏLOFF d'exprimer une véritable différence de pouvoir de réduction en rapport avec le sexe se trouvent elles diminuées par cette constatation? Une étude comparative nous permettra de l'apprécier.

SCHMIDT et PEREWOSKAJA (1926) ont fait l'étude du sang humain avec la méthode de POPOW en opérant l'oxydation de 2<sup>cc</sup> de sérum dans le système: sérum + Dahlia + thiosinamine, au moyen d'une quantité mesurée de solution de permanganate. Si nous faisons la moyenne des résultats donnés par les auteurs, nous trouvons pour l'oxydation de 100<sup>cc</sup> de sérum: dans le cas des femmes 498<sup>cc</sup> de permanganate à  $\frac{N}{10}$ , dans le cas des hommes 458<sup>cc</sup>,75 de permanganate à  $\frac{N}{10}$ . Soit une différence de 39<sup>cc</sup>,5 entre les moyennes des deux sexes pour 100<sup>cc</sup> de sérum.

Pour 3<sup>cc</sup> de sérum la différence eut été d'environ 1<sup>cc</sup>,2 de  $MnO^4k$  à  $\frac{N}{10}$  ou encore de 2<sup>cc</sup>,4 de  $MnO^4k$  à  $\frac{N}{20}$ .

Rapprochons ce résultat: 2<sup>cc</sup>,4 de permanganate à  $\frac{N}{20}$  pour 3<sup>cc</sup> de sérum du résultat obtenu par POLONOVSKI et BOULANGER qui est de 0<sup>cc</sup>,7 de permanganate à  $\frac{N}{20}$  pour 3<sup>cc</sup> de sérum, nous voyons que l'un des résultats, celui obtenu par la méthode de POPOW, est 3 fois supérieur à la valeur du résultat obtenu par l'autre méthode: 2,4 au lieu de 0,7.

Ainsi, quand on fait subir à la réaction de MANOÏLOFF des modifications dans le même sens, là où la modification de la réaction type est la plus faible, les auteurs font apparaître entre le sang mâle et le sang femelle une différence d'oxydation qui est exprimée par un chiffre au moins 3 fois plus fort que celui obtenu avec le procédé de recherches dans lequel la réaction type est la plus profondément modifiée.

Que pouvons nous conclure de cette comparaison? Si une modification légère à la réaction de MANOÏLOFF permet de faire mieux apparaître la différence entre les pouvoirs réducteurs des sérums qu'une modification plus profonde, n'est ce pas parceque la réaction de MANOÏLOFF présente une certaine sensibilité particulière pour la mise en évidence de la différence sexuelle cherchée?

Les recherches que nous venons d'examiner ne nous apportent, toutefois, aucun éclaircissement net sur la réaction de MANOÏLOFF, il n'en est pas de même des travaux de SATINA et BLAKESLEE (1926, 1927, 1928). Ces auteurs ont eu en effet l'heureuse idée de ne point se contenter d'une seule réaction pour la mise en évidence des caractères sexuels. La concordance des résultats obtenus par plusieurs procédés apporte un élément important d'appréciation sur la signification des réactions.

SATINA et BLAKESLEE (1926b) étudient les feuilles des plantes mâles et femelles de *Rhamnus* sur 6 séries. Ils mesurent le pouvoir de réduction par l'action du permanganate de potassium en comptant le nombre de gouttes d'extrait nécessaire pour réduire 3<sup>cc</sup> de  $\text{MnO}_4\text{K}$  à 0,002 N. Les nombres les plus faibles indiquent alors les plus forts pouvoirs réducteurs. Dans tous les cas, la réaction fut plus forte pour les extraits d'origine femelle.

Le pouvoir de réduction est mesuré aussi par l'action des extraits sur les sels de sélénium, d'après la méthode de SCHREINER et SULLIVAN (1916) (Science t. 31). A 4<sup>cc</sup> d'extrait on ajoute 2<sup>cc</sup> de sel de sélénium  $\text{Na}_2\text{SeO}_3$  et une goutte de  $\text{HCl}$  à 40 %<sub>v</sub>. l'intensité de la couleur rouge obtenue indique le pouvoir de réduction. Là aussi les extraits femelles se montrèrent plus réducteurs. Enfin l'action du bleu de méthylène vient confirmer encore ce pouvoir réducteur plus élevé de l'extrait femelle. D'autre part, l'application de la réaction de MANOÏLOFF donne des déterminations exactes dans 5 séries d'expériences sur 6. L'ensemble des résultats se trouve ainsi favorable à l'interprétation de la mise

en évidence d'une différence sexuelle dans les pouvoirs réducteurs, par la réaction de MANOÏLOFF.

C'est une confirmation de ces conclusions que SATINA et BLAKESLEE nous apportent dans leur publication de 1927. Une étude comparée entre le pouvoir de réduction de l'extrait évalué par la méthode au permanganate et l'effet de cet extrait sur la réaction de MANOÏLOFF a été faite sur 120 plantes appartenant à des genres différents: *Rhamnus*, *Morus*, *Populus*, *Salix*, *Rumex*, *Myrica*, *Smilax*, *Celastrus*, *Sassafras*, *Acer*, *Fraxinus*, *Melandrium*, *Spinacia*. Les extraits d'origine femelle se montrèrent nettement plus réducteurs, dans la proportion de 85 % des cas examinés. Les résultats obtenus par l'application de la réaction de MANOÏLOFF furent exactement parallèles à ceux que donnait la méthode au permanganate. Dans quelques cas seulement, le parallélisme fut rompu parceque l'une des réactions n'apportait pas de conclusion, tandisque l'autre était concluante.

L'analogie des deux réactions apparaît encore par la similitude d'effets qui se manifeste sous l'action des mêmes variations dans les conditions physiologiques. L'état du développement a été reconnu comme un facteur de grande importance pour les deux sortes de réactions, mais plus particulièrement pour la réaction du permanganate.

SATINA et BLAKESLEE (1925) étudient le pouvoir de réduction des Mucors en se servant de la réaction vitale de GOSIO (Zeit. Hygiene Infektionkrankh. t. 51, 1905) qui est basée sur la capacité que présentent les cellules vivantes d'absorber les sels de tellure et de sélénium en les réduisant. On obtient une couleur sombre dans le premier cas et une couleur rouge dans le second cas. L'optimum de concentration pour les sels de tellure est de  $\frac{1}{5000}$  à  $\frac{1}{10\ 000}$ ; celui des sels de sélénium est de  $\frac{1}{25\ 000}$ . Les conditions de nutrition des Champignons sont soigneusement précisées.

Les conclusions de cette étude sont les suivantes. Le pouvoir de réduction n'a aucune relation directe avec la force sexuelle des races. La force sexuelle d'une race est mesurée par le nombre de spores sexuées qu'elle peut former quand elle se trouve en contact avec une autre race appropriée. Le pouvoir de réduction n'est pas en relation directe avec la vigueur végétative. Les expériences sur les sels de tellure et de sélénium montrent que les



racés du même sexe n'ont pas toutes la même capacité de réduction vis à vis de ces sels.

Le sexe (+) a un pouvoir de réduction supérieur à celui du sexe (—). Toutefois, les races ont peut-être des facteurs de différenciation autres que le sexe car il n'y a pas une relation évidente simple et directe entre le pouvoir de réduction d'une race donnée et son sexe. Il est indispensable de faire des expériences sur un plus grand nombre de races avant de formuler des conclusions.

Les expériences ainsi annoncées ont été faites et elles ont montré qu'il y avait bien une différence entre les pouvoirs de réduction des races (+) et (—) d'un *Mucor*. SATINA et BLAKESLEE (1926a) démontrent en effet par trois méthodes: 1<sup>o</sup> action sur les sels de tellure, 2<sup>o</sup> action sur le permanganate de potassium, 3<sup>o</sup> réaction de MANOÏLOFF, que la race (+) est plus réductrice. Il n'y a que peu de différences entre les races (+) et (—) au point de vue de la valeur du pH.

En rapprochant ces divers résultats et quelques autres parmi ceux obtenus dans l'étude des plantes vertes, les auteurs peuvent conclure qu'étant donné les différences chimiques entre les races, la race (+) correspond au sexe femelle et la race (—) correspond au sexe mâle.

La comparaison entre l'action du permanganate et le résultat donné par la réaction de MANOÏLOFF a été faite sur 52 races de *Mucors*. Elle a donné les mêmes résultats que l'étude des plantes vertes. Dans 85 % des cas, la race (+) s'est montrée plus réductrice vis à vis du permanganate et a donné la réaction du type femelle par la méthode de MANOÏLOFF.

Dans leur ensemble, les recherches de SATINA et BLAKESLEE apportent des arguments puissants en faveur d'une interprétation de la réaction de MANOÏLOFF comme test caractéristique du sexe. Mais ces recherches nous apportent aussi des résultats beaucoup plus importants. Elles nous montrent, par des méthodes concordantes, qu'il existe, entre les extraits des plantes vertes et aussi dans la substance des *Mucorinées*, une différence dans le pouvoir de réduction en rapport avec le sexe; les produits d'origine femelle étant plus réducteurs que ceux qui sont d'origine mâle.

BURGESS et SEYBOLD (1927) ont fait une étude sur la différenciation biochimique des sexes, mais leur travail est, avant tout, une critique détaillée des recherches de SATINA et BLAKESLEE.

En ce qui concerne l'action des sels de tellure sur les Mucorinées, les auteurs y voient une manifestation de différences de perméabilité. Si on fait agir les ions Ca pour diminuer la perméabilité, on obtient, parallèlement à cette action, une diminution de la coloration du mycélium. Comme la différence de perméabilité entre les individus n'est pas influencée par la copulation, BURGEFF et SEYBOLD pensent que la différence observée est un caractère trop fragile comme réactif du sexe. SCHOPFER (1928), qui a fait une étude très approfondie de la sexualité des Mucorinées, considère ces critiques comme injustifiées et accepte comme «certains, les résultats de SATINA et BLAKESLEE» (p. 156).

BURGEFF et SEYBOLD ont étudié les extraits des plantes avec la méthode du permanganate mais en modifiant le procédé utilisé avant eux. Ils estiment que, dans cette réaction, il faut tenir grand compte du facteur temps. C'est le temps utilisé pour réduire une quantité déterminée de permanganate par une masse d'extrait mesurée qui leur sert de terme de comparaison. Leurs recherches ont porté sur: *Taxus baccata*, *Juniperus communis*, *Polytrichum commune*, *Marchantia polymorpha*, *Fucus serratus*, *Phycomyces Blakesleeanus*, *Ginkgo* et *Mercurialis annua*. Sur cette dernière espèce il y a eu deux séries de recherches portant chacune sur des feuilles vertes et sur des feuilles sèches. Les résultats de l'ensemble des recherches sont les suivants: dans 3 cas l'extrait femelle s'est montré plus réducteur que l'extrait mâle; dans 3 autres cas, c'est l'inverse qui a été constaté, l'extrait mâle ayant été plus réducteur; enfin, dans 6 cas le résultat a été douteux.

L'essai des sels de sélénium et celui des sels de tellure n'ont donné aucun résultat, la couleur des extraits n'est pas en rapport avec le sexe des plantes étudiées. L'application de la méthode au bleu de méthylène donne des résultats très difficiles à interpréter. Il n'existe pas de rapport entre la couleur naturelle des extraits de plantes et leur sexe. Les auteurs n'ont pas étendu leurs recherches à l'étude des oxydases, peroxydases, valeur du pH et mesure de l'acidité. On voit que dans toutes les méthodes qu'ils ont utilisées, là où SATINA et BLAKESLEE avaient montré une différence sexuelle, BURGEFF et SEYBOLD n'obtiennent aucun résultat. Ils concluent donc en repoussant la proposition qui exprime que les extraits des plantes femelles possèdent un pouvoir réducteur supérieur à celui des extraits des plantes mâles.

BURGEFF et SEYBOLD estiment que la recherche des substances spécifiques du sexe demande des méthodes plus subtiles que toutes celles qu'ils ont examinées. Les auteurs, faisant allusion aux résultats obtenus par JOYET-LAVERGNE dans l'étude de la sexualisation cytoplasmique des Végétaux, décident d'entreprendre des recherches sur la valeur du rH intracellulaire des cellules vivantes afin de savoir si, par cette méthode, ils pourront faire apparaître une différence sexuelle. Nous ne connaissons pas encore les résultats de ces recherches.

Il est très difficile d'apprécier dans quelle mesure les résultats négatifs de BURGEFF et SEYBOLD diminuent la valeur des conclusions de SATINA et BLAKESLEE. En ce qui concerne les Mucorinées, les critiques apportées ne nous paraissent pas infirmer les résultats acquis et nous considérons, comme SCHOPFER, que ces résultats sont définitifs. Pour les extraits des plantes vertes le problème est plus complexe, nous ne croyons pas cependant que les conclusions négatives apportées soient suffisantes pour annihiler les résultats décrits par SATINA et BLAKESLEE.

#### 4. Les diverses autres réactions caractéristiques du sexe

La réaction de BERNATZKI (1929) a été beaucoup moins utilisée que celle de MANOÏLOFF. Nous ne connaissons que SCHRATZ (1926) qui ait appliqué cette réaction au matériel végétal. Cet auteur a comparé la valeur des deux réactions or, fait assez inattendu: pour lui, la réaction de BERNATZKI est préférable: «Die BERNATZKI-Reaktion gibt mit größerer Sicherheit einen Unterschied zwischen weiblichem und männlichem Geschlecht an als die MANOÏLOFF-Reaktion» (p. 739). Nous donnerons sur cette réaction de BERNATZKI les renseignements suivants tirés du travail de SCHRATZ (1926).

La substance à étudier est extraite au moyen du mélange: 0,585 % NaOH + 0,816 % KOH en solution aqueuse. L'indicateur est ainsi constitué: Une partie (1 % solution alcoolique Dahlia) + 1 partie (1 % solution alcoolique de Bleu de méthylène) + 1 partie (1 % solution alcoolique d'éosine).

Les extraits d'origine femelle sont rouges avec des chatouillements bleus, de la couleur carmin jusqu'au violet sombre. Les extraits d'origine mâle sont rouges avec des reflets jaunes, du rouge jaunâtre au rouge sombre, couleur sang. Pour rendre la coloration plus nette, on ajoute une ou plusieurs gouttes d'acide

(HCl à 10 %), éventuellement étendu d'eau. A l'aide de cette réaction, BERNATZKI détermine non seulement le sexe des plantes fraîches ou des animaux frais mais aussi celui des organismes desséchés ou conservés comme les plantes d'herbier, les insectes des collections d'entomologie, les harengs salés. Aucune précision n'a été donnée sur la signification chimique de la réaction et nous ne connaissons aucun autre auteur en dehors de SCHRATZ qui ait été tenté par les belles promesses d'un réactif aussi général.

Nous devrions traiter ici, parmi les réactifs du sexe la méthode de POPOW et celle de FALK et LORBERBLATT, mais ayant étudié ces tests à propos des modifications apportées à la réaction de MANOÏLOFF nous n'avons pas à y revenir.

La plus part des auteurs qui se sont occupés assez récemment des réactifs chimiques du sexe: SCHRATZ (1926), PERKINS (1927), BURGEFF et SEYBOLD (1927), CORRENS (1928) placent dans cette rubrique les réactions JOYET-LAVERGNE, comprenant par cette appellation certaines des réactions que nous avons décrites dans nos recherches sur la sexualisation cytoplasmique, plus particulièrement celles qui étaient destinées à mettre en évidence la valeur du rH intracellulaire.

A vrai dire, nous n'avons jamais présenté ces réactions comme des tests destinés à établir le diagnostic du sexe et nous ne savons pas encore exactement quelle est leur valeur pratique à ce point de vue particulier. Toutefois, nous aurions mauvaise grâce à ne point suivre les auteurs que nous venons de citer puisque d'ailleurs nous avons effectivement été amenés à établir un diagnostic de sexe au moyen de ces méthodes, dans le cas particulier des spores de Prèles.

Nous réservant de donner toutes les explications nécessaires au sujet de ces méthodes dans le chapitre sur la sexualisation cytoplasmique, nous indiquerons simplement ici que ces réactions font apparaître, entre les sexes, des différences de colorations qui sont l'indice certain d'une différence entre les pouvoirs de réduction; le sexe femelle se montrant plus réducteur que le sexe mâle.

Les recherches sur la sexualisation cytoplasmique ont été faites parallèlement aux applications de la réaction de MANOÏLOFF mais d'une façon tout à fait indépendante. Dès 1924 nous avons indiqué des caractères montrant que le cytoplasme femelle est plus réducteur que le cytoplasme mâle dans le groupe des Sporo-

zoaires: plus tard au cours de 1925 et 1926 les résultats ont été étendus à des organismes très divers et, considérant que le phénomène avait un caractère général, nous avons énoncé en 1926 la 1<sup>re</sup> loi de sexualisation qui exprime cette généralité.

Les rapports entre la méthode de MANOÏLOFF et les résultats des travaux sur la sexualisation cytoplasmique semblent avoir échappé à divers auteurs pour deux raisons: 1<sup>o</sup> les colorations obtenues dans les recherches sur la sexualisation donnent, dans la plupart des méthodes utilisées une coloration plus intense sur le mâle que sur la femelle ce qui est l'inverse de la réaction de MANOÏLOFF, mais, dans les deux cas, la signification chimique est la même; 2<sup>o</sup> l'expression des pouvoirs d'oxydo-réduction par la terminologie rH a pu contribuer à voiler les rapports entre les deux catégories de résultats, mais cette terminologie a été adoptée pour apporter un peu plus de précision et pour permettre aux questions de sexualité de bénéficier des progrès qui seront effectués dans l'étude des potentiels d'oxydo-réduction.

Quelques auteurs, comme PERKINS (1927), ont vu la nature des rapports entre les deux catégories de résultats. Il en est de même de SCHRATZ (1926) qui ayant été amené à conclure que la réaction de MANOÏLOFF exprimait des différences dans les pouvoirs de réduction a rapproché ce résultat de la sexualisation cytoplasmique en disant: «nichts anderes als diesen Zeitpunkt hat MANOÏLOFF in seiner Reaktion festgelegt» (p. 734).

Il importe de remarquer que, contrairement à ce qu'a pu croire ORTON (1927), les deux catégories de recherches ont été rigoureusement indépendantes et que la loi de sexualisation cytoplasmique était déjà énoncée lorsque les diverses recherches que nous avons décrites, plus haut, ont enfin donné à la réaction de MANOÏLOFF sa véritable signification chimique.

L'existence de cette indépendance rigoureuse entre les deux catégories de recherches nous permet, en effet, d'apporter à l'interprétation physiologique de la réaction de MANOÏLOFF un secours dont elle avait grand besoin. Nous avons vu combien cette interprétation physiologique était discutée or, puisque des méthodes très différentes de celles qu'utilise MANOÏLOFF avaient déjà apporté la preuve incontestable d'une différence sexuelle dans le pouvoir d'oxydo-réduction, il est juste que la réaction de MANOÏLOFF bénéficie de cette preuve.



Aucun doute ne peut exister en effet quant à l'interprétation des réactions utilisées pour l'étude de la sexualisation cytoplasmique, elles sont d'une simplicité très grande. D'autre part, ces recherches ayant exigé l'étude comparée d'organismes rigoureusement semblables, placés dans des conditions de milieu parfaitement identiques, les diverses critiques que l'on a pu faire, à ce sujet, à la réaction de MANOÏLOFF ne peuvent s'appliquer. Les caractères révélés sont bien des caractères fondamentaux et primitifs de la sexualité.

Nous pouvons maintenant apporter une conclusion précise sur la signification physiologique de la réaction de MANOÏLOFF. Nous dirons que s'il y a lieu d'interpréter les cas complexes envisagés par les auteurs en tenant compte des conditions de milieu, ce terme étant pris dans son sens le plus général, il n'en est pas moins vrai que la réaction exprime incontestablement une différence chimique en rapport avec le sexe.

### 5. Etude comparée des divers tests proposés; leur signification

PERKINS (1927) a fait une étude comparée des divers tests chimiques du sexe. Il a étudié des Crustacés: Cancer, Carcinus, Homarus, Pandalus, Crangon, Gammarus, pris aux diverses étapes de leur croissance et à divers états de maturité sexuelle, enfin examinés dans certaines conditions physiologiques, parasités ou affamés. Le matériel végétal choisi a été l'espèce dioïque *Mercurialis annua*.

L'auteur utilise cinq types de réactions: 1<sup>o</sup> l'action directe de la p-rosaniline; 2<sup>o</sup> l'action d'un leucodérivé la p-leucaniline (ces deux premiers types de réaction sont appelés par lui: réactions de JOYET-LAVERGNE); 3<sup>o</sup> la méthode de FALK et LORBERBLATT, 4<sup>o</sup> la réaction de MANOÏLOFF et 5<sup>o</sup> la réaction de SCHIFF pour les aldéhydes.

Les divers tests utilisés peuvent être appliqués soit à des extraits aqueux en présence d'acide trichloracétique, soit à des extraits alcooliques mais, sauf pour le N<sup>o</sup> 5, ils donnent de meilleurs résultats lorsque le milieu est fortement acide.

Il y a rarement des aldéhydes dans les extraits frais du matériel étudié. Quand ces substances existent, elles se trouvent toujours en petite quantité mais d'une façon plus fréquente dans les extraits venant du sexe mâle. Pour les quatre premiers tests

utilisés les résultats sont concordants mais les différences les plus nettes ont été données, en général, par la réaction de MANOÏLOFF.

L'auteur interprète le mécanisme chimique des réactions qu'il utilise et montre que les résultats obtenus expriment la succession de phénomènes d'oxydation et de réduction. PERKINS a compris la complexité des phénomènes biologiques qu'il a étudiés, aussi se refuse-t'il à voir dans les procédés qu'il a utilisés de véritables «tests pour sexe». Ce sont, dit il, des tests pour mettre en évidence certaines propriétés oxydantes ou réductrices pour lesquelles entrent en jeu plusieurs facteurs. Si ces propriétés ont, sans aucun doute, une association étroite avec le sexe, elles dépendent aussi d'autres conditions biologiques. Nous approuvons entièrement ces conclusions ayant d'ailleurs déjà formulé des appréciations analogues au sujet de l'interprétation de la réaction de MANOÏLOFF (JOYET-LAVERGNE 1928).

En résumé, sauf en ce qui concerne la réaction de BERNATZKI qui nous paraît d'ailleurs être du même ordre que les autres réactions, mais sur le chimisme de laquelle nous n'avons encore aucune précision, nous pouvons donner, au sujet de tous les autres tests utilisés, la conclusion générale suivante :

Il existe entre les extraits des plantes, les sangs, les cytoplasmes de diverses cellules, des différences dans les pouvoirs d'oxydation-réduction. Toutes choses égales d'ailleurs, les produits d'origine femelle se montrent plus réducteurs que ceux d'origine mâle. Les divers tests proposés : MANOÏLOFF, POWOW, FALK et LORBERBLATT, JOYET-LAVERGNE, peuvent faire apparaître ces différences.

La restriction que nous avons faite par l'expression «toutes choses égales d'ailleurs», empruntée au langage des mathématiciens, limite singulièrement la portée pratique des tests, si on veut les utiliser comme méthode de diagnostic. C'est l'obligation de ne comparer que des matériaux rigoureusement semblables dans toutes leurs diverses qualités physiologiques, le seul élément variable étant ici le sexe.

L'étude comparée des divers tests nous a montré que leur signification chimique générale était la même. Ils expriment des différences dans les pouvoirs d'oxydation-réduction. Existe-t-il une substance dont la présence ou la plus grande abondance dans l'un des sexes se trouvent disposées d'une façon telle que nous puissions attribuer à cette substance soit la responsabilité

de la réaction soit, tout au moins, des relations intimes avec le mécanisme de la réaction ?

Nous avons vu qu'il fallait abandonner l'hypothèse de l'hormone. Si cette hormone existe, aucune des réactions dont nous avons parlé n'a pu lui être directement rattachée.

En ce qui concerne le sang, GALWIALO et ses collaborateurs ont rattaché la différence entre les pouvoirs de réduction à la teneur en albuminoïdes et nous avons vu que SCHMIDT et PEREWOSKAJA avaient effectivement démontré la plus grande teneur en albuminoïde du sérum du sexe féminin.

Pour les plantes, SATINA et BLAKESLEE (1927) ont recherché quelle était la substance qui pouvait être considérée comme responsable des différences sexuelles dans les pouvoirs réducteurs. Ils montrent que les extraits obtenus avec l'alcool à 95 réduisent le permanganate aussi nettement que les extraits préparés avec un alcool plus dilué. D'autre part, quand on porte à l'ébullition des extraits de *Rhamnus*, *Morus* et *Phycomyces*, on constate qu'après refroidissement, le pouvoir de réduction de ces extraits est resté le même qu'avant l'ébullition. Les substances responsables de la réaction n'appartiennent donc probablement pas à des composés très complexes, tels que les enzymes, parceque de semblables composés eussent été transformés ou rendus inactifs par l'action de la chaleur ou par l'action de l'alcool concentré. Il faut donc rechercher les substances responsables parmi les corps assez stables et très largement répandus dans le règne végétal. Les auteurs supposent que les recherches doivent être orientées du côté des graisses ou des sucres.

Dans leurs recherches de 1928 (b), SATINA et BLAKESLEE ont abordé l'étude de la différence de teneur en graisses chez les Mucorinées; ils n'ont point constaté de différences sexuelles à cet égard, les graisses se trouveraient donc hors de cause. Mais nous avons expliqué (chap. VI) les raisons pour lesquelles une étude, qui, de l'avis même des auteurs, était un simple examen superficiel, ne pouvait sur une question si délicate apporter des résultats définitifs. Dans la même série de recherches SATINA et BLAKESLEE (1928b) ont trouvé une différence sexuelle nette au point de vue de la teneur en sucres réducteurs. La race (+) du Mucor, qui est le sexe femelle, est plus riche en sucres réducteurs. Cependant la quantité de sucres réducteurs n'est pas encore

suffisante pour représenter l'élément responsable essentiel du plus fort pouvoir réducteur du sexe féminin. Les auteurs, qui en 1926 (b) avaient montré que la teneur en tannin est plus élevée dans le sexe femelle pensent que les substances du groupe des tannins doivent prendre place, à côté des sucres, parmi les éléments qui interviennent pour déterminer la plus grande force de réduction du sexe femelle.

Cette opinion sur le rôle des tannins se trouve en accord avec les résultats apportés par BURGEFF et SEYBOLD (1927). Les auteurs étudient la durée du temps de réduction de  $20^{\circ}\text{C}$  de  $\text{MnO}^4\text{k} + 5 \text{SO}^4\text{H}^2$ , à la température du laboratoire, lorsque cette réduction est opérée au moyen d'une solution de tannin dont la richesse en tannin varie de 0,1 % à 0,03 %. Ils trouvent alors les durées suivantes: pour la solution à 0,1 % la durée de réduction est 0 seconde. pour 0,04 % de tannin la durée est de 5 secondes. On trouve successivement les correspondances suivantes: avec 0,039 % de tannin — 18 secondes; avec 0,038 % — 25 secondes, avec 0,035 % = 40 secondes; avec 0,030 % = 100 secondes. Les rapports entre la teneur en tannin et la durée de la réaction semblent donc bien établis et les auteurs en concluent que le tannin doit intervenir dans le pouvoir de réduction des extraits végétaux. Ils estiment, en outre, que la teneur en chlorophylle et la richesse en albuminoïdes interviennent aussi dans le phénomène, mais à un degré moindre.

Dans nos recherches sur le glutathion (JOYET-LAVERGNE 1927, 1928), nous avons montré le rôle important que joue cette substance dans la valeur du rH intracellulaire. Que l'on compare entre eux les tissus d'un même organe (ovule de Phanérogame) ou les diverses parties d'une même cellule (Protozoaire), on arrive toujours à ce résultat: à une valeur de rH plus faible correspond une teneur en glutathion plus élevée. Si d'ailleurs, on provoque expérimentalement une disparition partielle du glutathion, on obtient une augmentation de la valeur du rH des cellules traitées.

Nous verrons dans l'étude de la sexualisation cytoplasmique que la différence de valeur du rH intracellulaire est un caractère de sexualité. Ainsi, la différence sexuelle de rH pourrait se rattacher à une différence sexuelle de teneur en glutathion. Une démonstration directe de ce fait a été apportée: la teneur en glutathion est un caractère de sexualisation cytoplasmique.

Il résulte de ces diverses constatations que le glutathion est un des éléments qui interviennent dans la différence sexuelle entre les pouvoirs d'oxydo-réduction.

En résumé, nous voyons que les différences sexuelles entre les pouvoirs de réduction sont rattachées, suivant les auteurs, à des substances diverses: teneur en albuminoïdes pour le sang (SCHMIDT et PEREWOSKAJA 1926, GOSTIMIROVIÉ 1928); teneur en sucres réducteurs et en tannins pour les Végétaux (SATINA et BLAKESLEE); teneur en glutathion pour les tissus animaux et végétaux (JOYET-LAVERGNE).

Ces différentes conclusions ne s'excluent pas les unes les autres, elles nous montrent simplement que l'étude de la question n'est pas encore achevée. Certes, il nous paraît d'une importance très grande que de l'ensemble des recherches sur une question à la fois si délicate et si complexe ait pu se dégager une notion générale, mais nous devons considérer que cette notion générale n'est, elle même, qu'une première approximation de la question.

Les faits que nous avons rapprochés expriment, en gros, les mêmes phénomènes; dans le détail, ils n'ont peut-être pas toujours exactement la même signification. Il est possible que les substances responsables des diverses réactions ne soient pas, dans tous les cas, parfaitement identiques. SATINA et BLAKESLEE (1927) nous en donnent un exemple dans leur étude comparée entre la réaction de MANOÏLOFF et la réduction du permanganate. L'ébullition, le séjour dans l'alcool à 95°, la centrifugation n'entraînent aucune modification de la réaction au permanganate de potassium. Ces diverses perturbations entraînent, au contraire, une gêne pour la réaction de MANOÏLOFF.

Les conclusions que nous avons données marquent donc seulement une première étape dans la recherche, l'étape dans laquelle se sont trouvées, dégagées de la multiplicité déconcertante des faits, les grandes lignes qui marquent les analogies des phénomènes. D'autres étapes viendront qui, par une analyse plus précise, permettront de pénétrer plus avant dans l'intimité des phénomènes et d'en saisir ainsi, plus pleinement, la véritable signification.



## CHAPITRE VIII

# LA SEXUALISATION CYTOPLASMIQUE

1. L'importance du choix des Sporozoaires dans l'étude de la sexualisation cytoplasmique. 2. La sexualisation cytoplasmique et la polarisation sexuelle. 3. Le potentiel d'oxydo-réduction (rH) intracellulaire: (a) recherches sur les Sporozoaires, (b) recherches sur les Prèles, (c) recherches sur les Phanérogames, (d) recherches sur divers groupes, (e) étude critique des recherches. 4. L'évolution des lipoïdes et graisses: (a) recherches sur les Sporozoaires, (b) recherches sur les Phanérogames, (c) recherches sur les Prèles, (d) étude critique des recherches sur les lipoïdes et les graisses. 5. Étude comparée des deux lois de sexualisation cytoplasmique.

### 1. L'importance du choix des Sporozoaires dans l'étude de la sexualisation cytoplasmique

La notion de sexualisation cytoplasmique pose le problème de la sexualité sous un aspect nouveau bien différent de ceux qui sont ordinairement envisagés. La plupart des auteurs considèrent la question cytologique de la sexualité comme un problème purement nucléaire. C'est la description des modifications du noyau qui exprime pour eux toute l'histoire de la sexualité.

Nous avons montré que le cytoplasme de la cellule peut, lui aussi, exprimer des caractères de sexualité. L'étude détaillée des divers éléments de ce cytoplasme dans la cellule des Sporozoaires nous a même amené à cette conclusion: lorsque la sexualité apparaît dans une cellule elle en imprègne en quelque sorte tous les éléments (JOYET-LAVERGNE, 1925g, p. 117). Il n'y a donc aucune raison, au point de vue général, pour limiter l'étude de la sexualité aux recherches sur le noyau parceque l'étude du cytoplasme peut apporter une documentation intéressante. Mais si nous nous plaçons au point de vue de la physico-chimie de la sexualité nous avons des motifs puissants de nous arrêter plus particulièrement à l'étude du cytoplasme.

Les recherches sur le noyau nous ont apporté des précisions admirables au point de vue de la cytologie morphologique, mais en dehors du travail remarquable de DELLA VALLE (1912) qui marque une orientation nouvelle importante, le stade de la morphologie n'a pas été dépassé, et aucune lumière nette sur l'aspect physico-chimique du problème de la sexualité ne se dégage des nombreuses études morphologiques du noyau. Pour le cytoplasme, il n'en est pas de même, les recherches sont encore relativement récentes, les documents ne présentent pas la masse imposante des études sur le noyau, mais, parmi ces documents, quelques-uns nous apportent des précisions sur les caractères physiques ou chimiques de la sexualité.

La pénurie relative des documents sur le cytoplasme nous permettra-t-elle une généralisation du même ordre de grandeur que celle qui se dégage des très nombreux résultats obtenus dans l'étude du noyau? La question est importante, nous pouvons contribuer grandement à la résoudre en faisant l'étude critique des qualités du matériel qui a servi à élaborer la notion de sexualisation cytoplasmique.

C'est le groupe des Sporozoaires qui a servi tout d'abord à établir la réalité de la sexualisation du cytoplasme, nous devons donc examiner ce groupe 1<sup>o</sup> au point de vue de son cytoplasme et 2<sup>o</sup> au point de vue de ses caractères de sexualité.

Si le cytoplasme des Sporozoaires, par ses qualités morphologiques et chimiques, présente des caractères très spéciaux, lui créant une originalité propre qui l'éloigne des cytoplasmes des autres organismes animaux ou végétaux, les conclusions que nous tirerons de son étude ne seront valables que pour le groupe étudié. Il en sera de même si la sexualité des Sporozoaires est un phénomène très différent de la sexualité en général. Que l'une ou l'autre des deux hypothèses se trouve réalisée, aucune généralisation des faits acquis sur le groupe ne sera possible par simple déduction, elle ne pourra se concevoir que comme le résultat de l'étude des autres types d'organismes.

Si, au contraire, le cytoplasme des Sporozoaires ne diffère pas sensiblement des autres: si par exemple les différences qu'il présente avec le cytoplasme d'un autre embranchement se trouvent du même ordre de grandeur que les inégalités qui existent entre les cytoplasmes des divers groupes et si, d'autre part, les phénomènes de la sexualité, loin d'affirmer une originalité particulière dans

ce groupe, se présentent avec tous les caractères généraux que l'on retrouve ailleurs, nous serons bien en droit de conclure que les divers résultats concernant le cytoplasme et la sexualité ne reposant sur aucune propriété qui serait l'une des qualités originales du groupe, se rattachant spécialement à sa place de Sporozoaire dans l'échelle des êtres, les faits constatés auront beaucoup de chances de représenter des phénomènes généraux.

Est ce à dire que ces résultats seront suffisants pour édifier une conception générale, évidemment non, mais ils constitueront une base solide de généralisation et si, d'autre part, nous pouvons retrouver les mêmes caractères de sexualisation cytoplasmique chez des organismes très différents des Sporozoaires la notion présentera des garanties suffisantes pour être acceptée comme représentant l'expression d'un caractère général de la sexualité.

Quelles sont les qualités du cytoplasme d'un Sporozoaire ? Si nous consultons les anciens auteurs nous lui trouverions une grande originalité; les Grégarines renferment du paraglycogène, de l'alvéoline, des grains chromatiques, des inclusions (CUÉNOT, 1900 arch. Biologie t. 18, a toutefois montré l'existence d'albuminoïdes de réserve chez les *Diplocystis*). Les Coccidies contenant, suivant les auteurs; de la coccidine, des granules réfringents, des granules plastiques, des chromidies, de la volutine, des «Reservestoff».

En réalité cette originalité est factice, nous savons aujourd'hui qu'aucune substance fondamentale ne sépare le cytoplasme des Grégarines de celui des Coccidies. On peut distinguer dans le cytoplasme de l'un et de l'autre de ces deux groupes six éléments: 1<sup>o</sup> le hyaloplasme, 2<sup>o</sup> le chondriome, 3<sup>o</sup> l'appareil de Golgi, 4<sup>o</sup> le paraglycogène, 5<sup>o</sup> les réserves lipoïdes et les graisses, 6<sup>o</sup> les réserves albuminoïdes. Si maintenant nous comparons le cytoplasme du Sporozoaire avec celui de certaines cellules de Métazoaires nous constatons une très grande analogie. Le détail de cette démonstration est donné dans la publication JOYET-LAVERGNE, 1925 g, nous prendrons ici seulement les conclusions. «Des expressions, qui ont pu avoir autrefois une certaine utilité, contribuaient, aujourd'hui, à donner au groupe une originalité factice. En débarrassant le cytoplasme des Sporozoaires des étiquettes surannées qui, voilant sa physionomie véritable, cachaient ses analogies profondes, nous lui rendons sa place véritable à côté du cytoplasme des cellules des Métazoaires» (p. 119).

Quelle est l'allure générale du phénomène de la sexualité chez les Sporozoaires. Nous décrirons très sommairement les faits pour une Coccidie et pour une Grégarine.

La phase sexuée ou gamogonie de l'évolution de la Coccidie *Aggregata eberthi* s'effectue dans l'épithélium intestinal de la seiche. On trouve là les formes sexuées ou gamontes. Parmi ces gamontes, au cours de l'évolution on distingue les individus femelles ou macrogamètes et les mâles ou microgamétocytes. Le microgamétocyte ayant achevé sa croissance est le siège de divisions nucléaires qui sont l'origine de la genèse des microgamètes. Les microgamètes étant émis, l'un d'eux ira féconder un macrogamète qui donnera le zygote. Le zygote continue son évolution dans le corps de la seiche pour donner les spores, mais la suite de l'histoire de la Coccidie, représentée par la phase asexuée ou schizogonique, se passera dans le corps d'un crabe.

Les Grégarines passent, en général, la plus grande partie de leur vie à l'état libre dans une cavité naturelle de leur hôte, intestin par exemple; elles constituent alors des sporadins. Suivant les Grégarines on distingue les espèces isogames dans lesquelles les deux sporadins, quoique sexués, ont le même aspect et les espèces hétérogames dans lesquelles les sexes ont une différence morphologique.

Lorsque les gamontes de la Grégarine *Nina gracilis* ont achevé leur croissance dans l'intestin de la Scolopendre, ils s'accouplent. Un gamonte mâle et un gamonte femelle étant ainsi associés, il y a sécrétion d'une enveloppe protectrice, c'est l'enkystement. A l'abri du Kyste, chaque Grégarine évolue, le mâle donne des microgamètes, la femelle donne des macrogamètes ou œufs. Puis les microgamètes se répandent parmi les macrogamètes et viennent les féconder. La fécondation, ici, comme chez les Coccidies, consiste en une fusion de deux cellules. Après la fécondation le zygote devient une spore. Ce sont les spores qui assureront le passage de l'espèce à une autre Scolopendre. On trouvera dans la remarquable étude de LÉGER et DUBOSCQ (1909) tous les compléments désirables sur l'histoire de cette Grégarine dont les auteurs ont suivi les divers stades de l'évolution avec une grande précision.

L'esquisse rapide que nous venons de tracer sur les phénomènes généraux de la sexualité chez les Sporozoaires montre que

ces organismes réalisent, à ce point de vue, un type moyen et l'on pourrait parfaitement choisir l'étude de l'un des deux exemples indiqués si on voulait donner rapidement à un ignorant une idée assez juste des phénomènes de la sexualité.

Cette idée de considérer un Protozoaire comme un type moyen dans l'échelle des organismes aurait pu paraître étrange il y a un quart de siècle. A cette époque, le Protozoaire, être unicellulaire, était considéré comme le prototype de l'être inférieur, celui chez lequel les phénomènes de la vie semblaient devoir apparaître avec une simplicité schématique. La connaissance de ce schéma devait précisément, semblait-il, servir de guide pour l'étude des phénomènes plus complexes des autres groupes. Cet espoir, fondé sur la simplicité imaginaire des Protistes, a été, nous devons le reconnaître, en grande partie déçu. L'étude attentive de ces organismes a révélé des faits d'une complexité inattendue et le groupe des Sporozoaires n'est certainement pas celui qui se présente avec la moindre complexité.

Dans sa publication sur les principes de la protistologie, DOBELL (1911) a clairement montré combien cette conception du Protozoaire type primitif, type ancestral, était éloignée de toute réalité. La vérité, dit-il, est que les Protistes ne sont pas simples, qu'ils ne présentent pas les phénomènes vitaux sous une forme plus schématisée que les autres organismes; ce serait même plutôt le contraire, les manifestations physiologiques étant plus nettes chez les êtres plus différenciés.

L'opinion de CAULLERY sur ce sujet est importante pour la question qui nous préoccupe. Dans son ouvrage «Les problèmes de la sexualité» (1913), l'auteur s'est en effet posé la question de savoir quelle était la place que l'on devait attribuer à la sexualité des Protistes il conclut: «En somme la sexualité se montre, chez les Protozoaires et Thallophytes, aussi complexe, si non plus, que chez les Métazoaires (p. 313): . . . . . Nous ne devons pas nous représenter que, dans l'ensemble, la sexualité y soit à l'état d'ébauche et qu'elle ne se soit différenciée qu'à un niveau plus élevé de la complication organique» (p. 314).

Depuis que cette opinion a été émise tous les résultats nouveaux apportés n'ont fait que la confirmer. C'est ainsi que l'analogie qui existe entre les éléments sexuels des Sporozoaires et les éléments sexuels des Métazoaires est tout à fait frappante. Le microgamète ressemble à un spermatozoïde et cette ressem-



blance peut parfois se retrouver dans les moindres détails de structure. On sait, par exemple, que les nombreux travaux récents sur la spermatogénèse ont confirmé l'opinion de BOWEN (1922) sur la nature de l'acrosome: l'acrosome du spermatozoïde est une formation dérivée de l'appareil de Golgi. Or, on trouve dans le microgamète de la Coccidie *Aggregata eberthi* une formation qui morphologiquement correspond à l'acrosome, elle est précisément un dérivé de l'appareil de Golgi (JOYET-LAVERGNE, 1924).

Quant au macrogamète des Sporozoaires, son analogie avec l'ovocyte d'un Métazoaire est véritablement remarquable. Chaque fois que l'étude de l'œuf a été faite avec une précision suffisante, on a retrouvé dans cette cellule les diverses catégories d'éléments qui correspondent aux 6 constituants, indiqués plus haut, de la cellule du Sporozoaire, constituants qui existent dans le macrogamète des Coccidies.

Il nous reste maintenant à voir si en pénétrant plus profondément dans l'analyse intime des phénomènes de la sexualité nous allons retrouver les mêmes analogies. On sait quelle importance considérable est attribuée aux manifestations chromosomiques dans l'étude de la sexualité. Pour beaucoup d'auteurs la signification profonde, essentielle, de la sexualité consiste en la reconstitution du nombre  $2n$  chromosomes réalisée par la fécondation.

Le cycle de l'évolution des chromosomes présente des rapports très nets avec la sexualité dans les groupes les plus divers, l'importance du phénomène est incontestable. Chez les Végétaux comme les Mousses et les Cryptogames vasculaires il y a une alternance régulière entre le gamétophyte (phase haploïde dans laquelle les divisions cellulaires font apparaître  $n$  chromosomes) et le sporophyte (phase diploïde dans laquelle les divisions nucléaires s'effectuent avec  $2n$  chromosomes). C'est au moment de la formation de la spore, lors des deux dernières divisions cellulaires qui précèdent sa genèse, que s'effectue le phénomène de réduction du nombre des chromosomes. La spore donne naissance au prothalle qui est la phase sexuée ou gamétophyte avec  $n$  chromosomes. La reconstitution du nombre  $2n$  chromosomes sera le résultat de la fécondation, elle se place au moment de la formation de l'œuf c'est à dire au début de la phase sporophyte.

Les phénomènes se retrouvent avec les mêmes modalités générales chez les Phanérogames, seulement ici le développement

du gamétophyte est très réduit. La réduction du nombre des chromosomes s'effectue lors des deux dernières divisions qui précèdent la genèse des grains de pollen. Le nombre  $2n$  chromosomes se trouve reconstitué lors de la fécondation. Ainsi des Mousses aux Phanérogames le phénomène se retrouve avec simplement une réduction graduelle de la phase haploïde et une prédominance de plus en plus marquée de la phase diploïde.

L'étude des animaux Métazoaires a montré des faits absolument du même ordre. Là aussi il y a une phase haploïde mais elle n'occupe qu'une partie très réduite de la vie, les Métazoaires sont des organismes diploïdes. Le phénomène de la réduction chromatique se place lors de la genèse des gamètes, oogenèse ou spermatogénèse, et la reconstitution du nombre  $2n$  chromosomes s'effectue lors de la fécondation.

En somme, nous pouvons dire que, si nous faisons abstraction de la durée relative des phases et du moment précis auquel s'effectue la réduction du nombre des chromosomes, phénomènes qui sont variables suivant la place occupée par l'organisme dans la série des êtres vivants, nous retrouvons toujours la même évolution chromosomique en rapport avec la sexualité.

Un phénomène qui se retrouve, avec des modalités si peu différentes, dans des groupes aussi variés que les Mousses, les Cryptogames vasculaires, les Phanérogames, les Métazoaires, a évidemment une importance considérable et on a pu considérer la fécondation comme un phénomène destiné à reconstituer le nombre  $2n$  chromosomes caractéristique de l'espèce par la fusion des deux demi noyaux apportés par les gamètes.

Ce phénomène très général se retrouve t'il dans le groupe des Sporozoaires ? L'évolution nucléaire de la Coccidie *Aggregata eberthi* a été très bien étudiée; les résultats des recherches sont concordants. DOBELL et JAMESON (1915), puis DOBELL (1924, 1925), NAVILLE (1925) ont montré que, dans les diverses mitoses du cycle schizogonique et gamogonique, le nombre des chromosomes apparaissant dans les mitoses est  $n=6$ . La fécondation réalise l'état diploïde,  $2n=12$ , on trouve 6 paires d'éléments chromatiques, de tailles diverses, qui sont accouplés deux à deux. Cette phase diploïde dure peu de temps, elle cesse dès la première cinèse du zygote dans laquelle le nombre des chromosomes se trouve de nouveau ramené à  $n=6$ .

REICHENOW (1921) a trouvé, chez diverses espèces de *Karyolysus*, un cycle chromosomique tout à fait analogue à celui de *Aggregata* avec un nombre haploïde  $n=5$ . WEDEKIND (1927), étudiant l'évolution de *Barrouxia Schneideri*, montre également que cette Coccidie ne possède un nombre diploïde de chromosomes ( $2n=10$ ) que pendant une période très courte de son cycle évolutif, celle qui va de la fécondation à la première division du zygote; pour le reste du cycle,  $n=5$ .

JAMESON (1920) a suivi l'évolution nucléaire de la Grégarine *Diplocystis Schneideri*, il a trouvé que chaque Grégarine avait 3 chromosomes, le microgamète et le macrogamète également, le nombre diploïde  $2n=6$  est constitué dans le noyau du zygote mais le nombre haploïde reparaît dans le noyau de la spore dès la première division.

Il apparaît ainsi que les Sporozoaires sont des organismes haploïdes chez lesquels la phase diploïde a une courte durée. C'est la conclusion à laquelle arrive DOBELL (1924), montrant aussi que la constatation fréquente d'un nombre impair de chromosomes chez des espèces très variées correspond bien à cette interprétation. Il semble qu'un cycle semblable à celui des Sporozoaires existe aussi chez les Phytoflagellés, mais ce cycle n'est pas forcément celui de tous les Protistes, les Ciliés semblent être diploïdes, se rapprochant par suite davantage des Métazoaires.

La place que les Sporozoaires peuvent occuper par rapport aux Métazoaires au point de vue de l'importance relative des phases haploïde et diploïde n'a ici qu'un intérêt très médiocre. Le fait essentiel qui résulte de l'étude que nous venons de faire est la constatation que, dans le groupe des Sporozoaires, se retrouvent les grandes lignes de l'évolution chromosomique marquant les rapports essentiels des chromosomes avec la sexualité.

Les cytologistes attribuent une très grande importance à l'existence, pendant l'évolution des cellules germinales, du stade de la zygoténie. Ce phénomène est interprété comme représentant l'union des chromosomes paternel et maternel qui seraient groupés par paires et cette disposition constitue une des bases de l'explication chromosomique des phénomènes héréditaires. L'étude si minutieuse qui a été faite de l'évolution nucléaire de *Aggregata eberthi* a permis de retrouver le phénomène chez cette Coccidie.

On sait que la fécondation ramène le noyau à l'état diploïde ( $2n=12$ ). Lors de la préparation de la première mitose du zygote

on trouve 6 paires d'éléments chromatiques de tailles diverses qui sont accouplés deux à deux. «Ces copula chromosomiques sont formées de deux éléments enroulés l'un sur l'autre à la façon des deux filins d'un cordon». NAVILLE (1925), à qui nous empruntons cette description, insiste particulièrement sur ce fait qu'il considère comme étant d'un «extrême intérêt». Malgré la brièveté de la phase diploïde le noyau des Sporozoaires «montre cependant un des stades les plus caractéristiques des phases méiotiques des cellules germinales des Métazoaires: la zygoténie» (NAVILLE, p. 170).

Ainsi, que nous examinions, soit l'allure générale des phénomènes de la sexualité, soit les qualités physiologiques, morphologiques et chimiques des gamètes, soit encore les manifestations diverses de l'évolution des chromosomes, nous retrouvons chez les Sporozoaires, dans chacun de ces aspects fondamentaux du problème de la sexualité, les traits généraux qui caractérisent les phénomènes sexuels dans la grande majorité des organismes. Le type Sporozoaire se présente donc à nous avec les caractères d'un type moyen, normal, au point de vue de la sexualité et les faits qui se dégageront de son étude auront ainsi des chances de présenter une grande généralité.

En ce qui concerne plus spécialement les qualités du cytoplasme nous avons vu que, là encore, aucun caractère spécial ne distingue le cytoplasme du Sporozoaire des autres types cellulaires. Ainsi les qualités sexuelles cytoplasmiques de ce groupe doivent représenter un type moyen et les Sporozoaires constituent un bon matériel pour l'étude des caractères généraux de la sexualisation cytoplasmique.

## 2. La sexualisation cytoplasmique et la polarisation sexuelle

Sous l'influence des nombreuses découvertes concernant les manifestations de la sexualité dans l'évolution nucléaire, on admet généralement que le noyau est le seul élément cellulaire responsable de l'orientation du sexe. L'étude des Sporozoaires montre, au contraire, que, dans ce groupe, les manifestations de la sexualité paraissent plus tôt dans le cytoplasme que dans le noyau. Aucune différence n'apparaît dans le noyau que, déjà, nous pouvons distinguer le Sporozoaire mâle du Sporozoaire femelle à divers caractères cytoplasmiques. En particulier l'étude de l'évolution de la Grégarine *Nina gracilis* montre nettement l'influence de la

sexualisation du cytoplasme sur la genèse des gamètes. Les divers stades d'évolution auxquels il sera fait allusion ici sont définis dans le travail de LÉGER et DUBOSCQ (1909).

Au cours de l'évolution de *Nina gracilis*, les différences entre les noyaux apparaissent au stade II de l'enkystement. A ce stade, alors que les noyaux, ayant la même taille dans les deux Grégarines, sont parfaitement comparables, on remarque que ceux du mâle ont des affinités basichromatiques plus nettes et une plus grande richesse d'affinités colorantes que ceux de la femelle, différences analogues d'ailleurs à celles qui séparent les chondriomes des deux sexes. Mais cette différence chimique entre les noyaux ne suffit pas à expliquer leurs évolutions respectives, car s'ils sont dissemblables dès le stade II, les noyaux n'en continuent pas moins à avoir une évolution parallèle jusqu'au stade IV.

C'est dans les modifications du cytoplasme qu'il faut chercher la raison de cette rupture du parallélisme de l'évolution nucléaire entre les deux sexes.

Les différences cytoplasmiques, déjà nettes entre les deux Grégarines, s'exagèrent en effet au stade IV. Alors que le cytoplasme mâle conserve ses caractères, le cytoplasme femelle est le siège de transformations profondes, par la polarisation des réserves vers les régions centrales de la Grégarine et par le développement des vacuoles. Ces transformations, qui réalisent des conditions nouvelles d'équilibre entre les divers constituants du protoplasma, entraînent une migration des noyaux femelles. A cette migration ne correspond plus aucun mouvement pour les noyaux mâles qui restent dans la même situation par rapport à un cytoplasme inchangé.

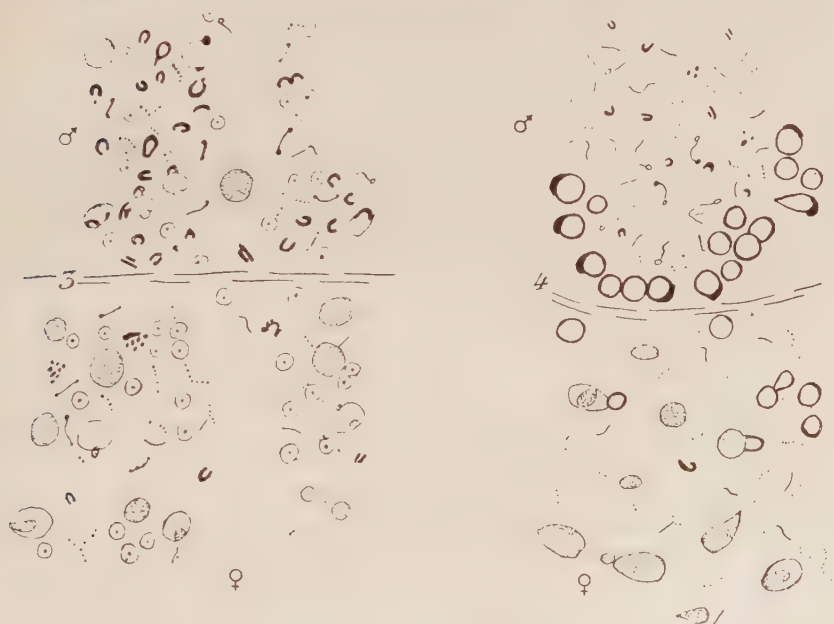
Les noyaux de chacun des deux sexes se trouvent désormais dans des conditions de milieu très différentes. Les noyaux mâles, placés dans la périphérie de la Grégarine, ont à leur voisinage un chondriome basophile abondant, des éléments de Golgi en forme de petits arcs également abondants, des corpuscules de paraglycogène, de lipoïdes et de réserves albuminoïdes.

Les noyaux femelles sont plongés dans un milieu qui comprend un chondriome oxyphile peu abondant, peu d'éléments de Golgi, des corpuscules de paraglycogène, de lipoïdes et de graisses et des réserves vitelloïdes (fig. IV).

La différence la plus importante entre les deux cytoplasmes est donnée par la présence des réserves vitelloïdes dans la femelle.



Par leur taille, leur constitution chimique, leur abondance, ces masses vitelloïdes marquent le milieu cytoplasmique femelle d'un caractère tout à fait particulier. Or, il se trouve que parmi les éléments qui l'entourent, le noyau femelle, par suite d'affinités chimiques ou de phénomènes d'attraction de masses, manifeste précisément une préférence pour cet élément si caractéristique



Explication de la figure IV. Sexualisation du cytoplasme de *Nina gracilis*. — A gauche, portion de Kyste au stade II; à droite portion de Kyste au stade IV. (La Grégarine mâle est en haut.) Les réserves vitelloïdes et le chondriome sont représentés en gris; les éléments de Golgi en noir; les noyaux visibles dans la préparation sont représentés par leurs contours. Le paraglycogène, peu visible au stade IV par la méthode utilisée, n'est représenté qu'au stade II (petites sphérules avec un hile central). Méthode:

WEIGL, fuchsine ALTMANN;  $\times 2000$ .

de son cytoplasme. Au stade IV, en effet, chaque noyau femelle s'accole à une masse vitelloïde, ayant à peu près la même taille que lui. Je vois, dans la constitution de cette association, la cause initiale de la genèse de l'œuf.

Par suite de quel mécanisme se constitue la vacuole qui entourera ensuite la masse vitelloïde appendue au noyau ? Quelle est la nature de cette vacuole où semble se résorber ensuite la masse vitelloïde ? Tous ces faits sont encore à élucider. Le complexe : noyau femelle et masse vitelloïde, devenu ensuite noyau et vacuole, constitue une masse d'attraction polarisant les éléments de plus faible taille qui l'entourent. Autour de la vacuole, vont venir s'installer des corpuscules de paraglycogène et des granules mitochondriaux. L'apparition d'une membrane, autour du complexe ainsi agrandi, localise le territoire protoplasmique dont l'évolution ultérieure donnera l'œuf.

Rien de comparable ne peut-être réalisé par le noyau mâle. Les divers éléments cytoplasmiques, à proximité de lui, sont tous de faible taille ; aucun complexe analogue à celui qui est à l'origine de l'œuf n'est possible ici. Comment les divers éléments cytoplasmiques participent-ils à la genèse du spermatozoïde ? Le rôle des éléments de Golgi apparaît le plus nettement. Il semble ici plus important que dans la genèse de l'œuf. Ce fait est en corrélation avec la plus grande richesse en éléments de Golgi, qui se manifeste, chez la Grégarine mâle, au cours de la sexualisation du cytoplasme.

De cette étude, sur *Nina gracilis*, il résulte que les qualités du cytoplasme ont une influence très nette sur la genèse des gamètes et qu'on peut envisager le problème de la sexualité de la façon suivante :

*Existe-t-il, entre les individus d'une même espèce, ou entre les cellules d'un même individu, des différences dans la qualité, la quantité, la répartition et l'évolution des divers éléments du cytoplasme, différences qui logiquement peuvent être attribuées à une sexualisation du cytoplasme ?*

Pour la question ainsi envisagée, les Grégarines constituent un matériel de recherches très favorable. Les individus de la même espèce, céphalins et sporadins, qui, au cours de leur développement, vont se différencier sexuellement, vivent dans des conditions identiques ; l'influence du milieu comme facteur de différenciation se trouve donc éliminée. La valeur relative des caractères de sexualisation cytoplasmique est difficile à apprécier dans les espèces nettement anisogames, parceque, quand il y a entre le mâle et la femelle des différences de taille ou de forme trop considérables, nous ne savons plus quelle est la répercussion de

cette différence morphologique sur les caractères de sexualisation cytoplasmique notés. L'étude des espèces voisines de l'isogamie ou isogames est indispensable parceque les caractères différentiels qui apparaissent alors entre les cytoplasmes de chaque sexe peuvent être considérés comme des caractères *fondamentaux* et *primitifs* de sexualisation cytoplasmique.

L'étude de cinq espèces de Grégarines: *Nina gracilis*, *Gregarina polymorpha*, *Gregarina cuneata*, *Steinina ovalis*, *Stylorhynchus longicollis* et de deux espèces de Coccidies: *Aggregata eberthi*, *Adelina dimidiata*, a permis de dégager un certain nombre de caractères de sexualisation cytoplasmique. Parmi ces caractères, certains, concernant le chondriome, l'appareil de Golgi etc. . . sont encore du domaine de la morphologie cytologique, ils ne seront pas étudiés ici. Nous limiterons cet exposé à l'étude des qualités pouvant se rattacher nettement à des caractères physiques ou à des caractères chimiques du protoplasma. Deux de ces qualités, la valeur du potentiel d'oxydo-réduction intracellulaire et l'évolution des réserves lipoides et graisses ont été retrouvées dans des groupes très éloignés des Sporozoaires, elles apparaissent ainsi comme capables de représenter des caractères physico-chimiques très généraux de la sexualité. C'est à l'étude de ces deux catégories de caractères que se bornera l'exposé de la sexualisation cytoplasmique.

### 3. Le potentiel d'oxydo-réduction (rH) intracellulaire

Le symbole rH, potentiel d'oxydo-réduction a été introduit par CLARK (1925); il est destiné à apporter à l'étude des phénomènes d'oxydation et de réduction des précisions comparables à celles que la notion de pH nous a données dans la mesure de l'acidité. En remplaçant les expressions vagues de pouvoir oxydant ou pouvoir réducteur par la notion plus précise de potentiel d'oxydo-réduction, CLARK a réalisé le progrès incontestable qui se manifeste dans une branche quelconque des sciences quand on substitue à des expressions qualitatives des mesures quantitatives.

Les analogies entre les symboles pH et rH sont très grandes; rH représente en effet le logarithme négatif de la pression hypothétique d'hydrogène en équilibre avec un système donné d'oxydation-réduction. Le rH indique donc le degré de l'intensité de réduction mais non la quantité de substance réductrice. CLARK

a établi une échelle pour les diverses valeurs de rH de 0 à 41; dans cette échelle, le point neutre d'oxydo-réduction est 20,5. Une série de colorants indicateurs permet d'apprécier la valeur du rH d'après l'échelle établie.

La notion de rH a été appliquée récemment à l'étude de la cellule par un certain nombre d'auteurs: AUBEL, GENEVOIS, JOYET-LAVERGNE, NEEDHAM, RAPKINE, VELLINGER, WURMSER. Des renseignements très complets sur la signification du rH et sur son application à l'étude cellulaire se trouvant décrits dans le remarquable travail de NEEDHAM et D. NEEDHAM (1926c), je ne reprendrai pas ici l'étude de cette question.

N'ayant pas eu à ma disposition l'échelle des colorants de CLARK, j'ai été amené à apprécier le rH intracellulaire par une autre méthode. J'utilise à cet effet une série de substances (bleu de méthylène, bleu de Nil, violet neutre, bleu de crésyl, thionine, vert Janus, violet Dahlia, rouge neutre, safranine) dont la couleur varie avec l'état de réduction. Ces substances sont absorbées vitalement par les cellules et leur changement de coloration marque le stade de réduction opéré sur elles par le protoplasma.

D'autre part, les mêmes substances sont données aux cellules à l'état de dérivés par réduction; elles subissent alors dans le cytoplasme un phénomène d'oxydation qui les ramène à un stade de coloration marquant le pouvoir d'oxydation du protoplasma.

La méthode des colorations vitales ainsi utilisée a l'avantage d'introduire un minimum de perturbation dans la vie cellulaire. Elle est complétée par des réactions plus brutales, réactions chimiques banales comme celles que peut manifester, avec plus ou moins d'intensité, le pouvoir réducteur du protoplasma sur les sels d'argent, les sels d'or ou sur le permanganate de potassium.

#### (a) Recherches sur les Sporozoaires

L'étude de l'action du bleu de méthylène sur une Grégarine, *Nina gracilis* et sur une Coccidie *Aggregata eberthi* avait montré que le cytoplasme du Sporozoaire femelle est plus réducteur que celui du Sporozoaire mâle. Des recherches plus complètes sur la question ont été faites par la méthode des colorations vitales appliquée à trois espèces de Grégarines: *Steinina ovalis*, *Gregarina polymorpha*, *Gregarina cuneata*.

Les trois espèces de Grégarines étudiées prennent des colorations vitales avec divers colorants ou les dérivés par réduction

de ces colorants. Le mécanisme de ces colorations est complexe. Les éléments de Golgi ont des affinités pour le rouge neutre, le chondriome a des affinités pour certains réactifs et les deux segments d'une Grégarine ne se colorent pas toujours l'un et l'autre avec la même intensité. Cette étude est limitée à la comparaison des colorations globales des deutomérites.

Dans un travail fort intéressant, MÜHL (1921) a décrit, sur *G. cuneata* et *G. polymorpha*, les différences de colorations au rouge neutre entre deux Grégarines en syzygie. J'ai montré que *Steinina ovalis* donne avec le rouge neutre des résultats analogues. Il y a deux catégories de sporadins: les uns dont le deutomérite se colore en rouge, d'autres dont le deutomérite prend une couleur jaunâtre. Quand deux sporadins sont rapprochés pour un accouplement ou accolés pour un enkystement, ils appartiennent toujours à des catégories différentes. Les différences de colorations obtenues, tant par le rouge neutre que par les autres réactifs utilisés, ne s'appliquent pas toujours à tous les couples d'une population mais à la plupart de ces couples.

La signification de ces différences d'affinités est intéressante à connaître car elles expriment une sexualisation du cytoplasme. MÜHL, pour les deux espèces *G. cuneata* et *G. polymorpha* qu'elle a étudiées, voit, dans les différences de colorations au rouge neutre, la preuve d'une différence dans l'acidité des cytoplasmes de deux Grégarines d'un même couple. Je donne de ces faits une autre interprétation.

1<sup>o</sup> méthode: *coloration vitale directe*. — Par l'action du bleu de méthylène, on trouve deux types de sporadins dans *G. polymorpha*: les uns colorés en vert bleuâtre, les autres colorés en jaune violacé; en syzygie les primitives sont du premier type, les satellites du deuxième.

Le bleu de crésyl donne également, dans cette espèce, deux types de sporadins: les uns colorés en vert violacé, les autres jaunâtres ou incolores; les primitives sont du premier type, les satellites du deuxième.

Le bleu de crésyl différencie dans *Steinina ovalis* deux sortes de sporadins: les uns vert jaunâtre, les autres jaune clair; quand deux Grégarines sont rapprochées pour l'enkystement, elles appartiennent à des types différents.

Avec le bleu de nil, le primitive de *G. polymorpha* est coloré en bleu verdâtre, tandis que le satellite est d'un jaune vert.



Le violet Dahlia colore le primate de *G. cuneata* en violet, le satellite en vert.

Ces divers résultats sont concordants (le primate ou femelle est toujours plus coloré que le satellite ou mâle) mais ils ne peuvent s'interpréter comme des manifestations d'une différence dans les acidités des cytoplasmes des Sporozoaires. Le bleu de bromothymol pénètre bien dans les individus des trois espèces de Grégarines et sa coloration est la même pour deux Grégarines d'un même couple. Le pH a une valeur assez rapprochée de 6 pour les diverses espèces.

2<sup>o</sup> méthode: *Action des leucodérivés*. — Le rouge neutre à l'état de leucodérivé donne les mêmes résultats que par coloration directe; les Grégarines mâles sont plus colorées que les Grégarines femelles.

Avec le bleu de crésyl réduit, on distingue dans *G. polymorpha* deux catégories de sporadins: les uns bleus verdâtres, les autres jaunes violacés; en syzygie, les primites sont de la deuxième catégorie, les satellites sont de la première catégorie.

Le leucodérivé du bleu de nil donne sur *G. cuneata* une coloration jaune avec les primites et une coloration verte sur les satellites.

Si on fait agir le leucodérivé du violet Dahlia, on constate que les primites de *G. cuneata* sont verts alors que les satellites sont violets.

Ces résultats sont concordants, la réoxydation du réactif est plus forte dans le satellite ou mâle. Les Grégarines femelles ont un rH inférieur à celui des Grégarines mâles; ce sont des résultats analogues que nous avons trouvés pour *Nina gracilis* et pour la Coccidie *Aggregata eberthi*.

Il y a ici une remarque importante à faire: les résultats obtenus par la 1<sup>ère</sup> méthode (coloration directe) sont l'inverse de ceux que donne la 2<sup>ème</sup> méthode (coloration par leucodérivés). Des divers colorants utilisés, seul le rouge neutre donne des résultats concordants pour les deux méthodes; le cytoplasme de la femelle réduit plus fortement le rouge neutre que le cytoplasme du mâle. Ce mécanisme de pénétration est en relation avec les affinités particulières des éléments de Golgi pour le réactif.

Par une action lente du rouge neutre, suffisamment dilué, on constate, pour les trois espèces de Grégarines étudiées, que les premiers éléments qui se colorent dans le Sporozoaire vivant sont

de petits arcs ou granules dont la taille et la forme rappellent celles des éléments de Golgi. D'ailleurs la topographie de ces éléments a été établie par les méthodes classiques à l'acide osmique et à l'argent; or, il y a, pour les trois espèces de Grégarines étudiées, un stade de la coloration au rouge neutre qui correspond à la distribution des éléments de Golgi dans le Sporozoaire. Les images obtenues, par les méthodes classiques d'une part et par le stade de coloration au rouge neutre d'autre part, sont superposables.

Cette imprégnation des éléments de Golgi par le rouge neutre n'est en réalité que la première phase de la coloration globale du cytoplasme et peu après on obtient la coloration totale décrite par MÜHL (1921) pour *G. polymorpha* et *G. cuneata* ou celle décrite ci dessus pour *Steinina ovalis*.

Comment expliquer l'inversion des résultats obtenus quand il s'agit des autres colorants? J. NEEDHAM et D. N. NEEDHAM (1926a) étudiant le rH des œufs d'Invertébrés par le procédé de coloration vitale directe obtiennent, eux aussi, une réversibilité remarquable des résultats. Les œufs de *Paracentrotus*, par coloration vitale, donnent pour certains colorants des faits inattendus: «The extraordinary conclusion follows that the cells have been able to reduce those dyes most difficult to reduce, but have failed to alter the easier ones» (p. 181). La méthode par microinjection donne des résultats exactement opposés. Les auteurs pensent que cette dernière méthode entraîne une altération moindre du protoplasma.

Pour les Grégarines, quand on suit la pénétration du réactif dans la coloration directe, on voit que si le rouge neutre pénètre directement, grâce à son affinité pour les éléments de Golgi, les autres colorants semblent ne pouvoir pénétrer qu'à l'état de leucodérivés. En suivant attentivement les diverses phases de la coloration de la Grégarine, on retrouve, en effet, les divers stades de colorations qui se manifestent quand on fait passer le leucodérivé à l'état de colorant par oxydation directe. La coloration vitale obtenue dépend de la rapidité d'imprégnation du protoplasma, or, si la pénétration du réactif est précédée d'un phénomène de réduction, la cellule femelle dont le cytoplasme est le plus réducteur aura l'avantage et elle se trouvera assez vite colorée, alors que la pénétration du réactif dans la cellule mâle, à rH plus élevé, ne pourra s'effectuer dans un temps suffisamment court

pour pouvoir constituer une coloration vitale. Les résultats en apparence contradictoire se trouvent donc, dans cette interprétation, représenter les manifestations d'une même qualité, la valeur du rH intracellulaire. L'interprétation n'est pas en désaccord avec les résultats de NEEDHAM, puisque, dans ses expériences, seuls les réactifs facilement réductibles donnent une coloration par action directe.

### (b) Recherches sur les Prèles

Pour apprécier la généralité du caractère de sexualisation révélé par l'étude des Sporozoaires, il convient de prendre des organismes très éloignés de ce groupe au point de vue phylogénétique. J'ai étudié les spores de Prèles parceque la similitude morphologique des spores d'une même espèce les place dans des conditions tout à fait semblables à celles des Grégarines isogames. Pour ne pas masquer cette analogie d'état entre les spores de Prèles et les Sporozoaires, je n'ai pas voulu me servir de termes nouveaux et j'ai appliqué aux spores de Prèles les qualificatifs d'isogames ou d'hétérogames dont je m'étais déjà servi conformément à la terminologie des protistologues.

Les spores de Prèles sont indifférenciées morphologiquement au point de vue sexuel et déjà, cependant, les unes possèdent des qualités qui les feront évoluer dans le sens prothalle femelle, tandisque les autres ont des qualités qui les feront évoluer vers un prothalle mâle. Les différences que nous pourrons faire ressortir entre ces qualités seront, si elles se rattachent au sexe, des caractères *fondamentaux* et *primitifs* de sexualisation.

Trois espèces de Prèles ont été étudiées successivement et les méthodes de travail furent complétées au cours des recherches, ce qui fait que la dernière espèce étudiée, *Equisetum maximum*, se trouve avoir bénéficié d'un plus grand nombre de méthodes que les autres espèces. Dans toutes ces recherches, les spores comparées entre elles appartiennent, dans la plupart des cas, au même sporange, elles appartiennent toujours au même pied de Prèle. Les colorations vitales ont été utilisées comme pour les Grégarines avec deux méthodes; 1<sup>o</sup> par coloration directe, 2<sup>o</sup> par action des leucodérivés. Ici toutefois, les résultats obtenus par la méthode des leucodérivés sont les mêmes que ceux que donne la coloration directe. Dans chacune des 3 espèces on peut distinguer par coloration vitale deux sortes de spores; les unes, A, dont la couleur

du cytoplasme n'est pas changée d'une façon appréciable ou qui se colorent faiblement par une teinte de réduction du réactif; les autres, B, dont le cytoplasme prend à peu près la couleur naturelle du réactif.

Étude de *Equisetum arvense* par colorations vitales.

colorants	couleur des spores A	couleur des spores B
rouge neutre	jaune orangé	rouge
safranine	orange	rouge
violet neutre	jaune rosé	rouge violacé
Bleu de méthylène	jaune verdâtre	Bleu vert
Bleu de crésyl	jaune verdâtre	Bleu vert

Les spores A sont plus nombreuses que les spores B. Quand on refait les expériences en utilisant les 5 leucodérivés des 5 colorants ci dessus, on obtient, dans chaque cas, les mêmes résultats que par coloration directe; les spores A étant, ici encore, plus nombreuses que les spores B.

Les différences de colorations constatées dans ces diverses expériences ne peuvent s'expliquer par des différences de pH intracellulaire, étant donné, d'une part, la nature des divers colorants utilisés, et, d'autre part, les résultats obtenus par la méthode des leucodérivés. L'action du bleu de bromothymol indique d'ailleurs que les diverses spores ont un pH uniforme. Nous devons donc conclure que les spores de la catégorie A ont un rH plus faible que celui des spores B.

Le réactif des peroxydases (benzidine +  $H^2O^2$ ), montre que les spores B ont une réaction plus intense que la réaction des spores A. Il est possible que les différences d'intensité de la réaction des peroxydases ne constituent pas un caractère indépendant de différenciation sexuelle, mais une simple manifestation des différences de rH. Ces deux propriétés, richesse en peroxydases et valeur du rH intracellulaire ont en effet une qualité commune, c'est l'indépendance relative qu'elles manifestent, l'une et l'autre, vis à vis des variations de l'intensité respiratoire.

Étude de *Equisetum limosum*. — Cette étude a été faite par les mêmes réactifs et suivant les mêmes procédés que celle de *E. arvense*; méthode de coloration directe et méthode des leucodérivés. Les résultats obtenus sont tout à fait comparables. On peut distinguer, par les deux méthodes de colorations vitales, des spores A et des spores B et nous pourrions donner un tableau

analogue à celui de *E. arvense*. Il n'y a pas de différence appréciable de pH entre les spores et les spores B ont un rH inférieur à celui des spores A. Là encore, le réactif des peroxydases donne une réaction plus intense avec le type B qu'avec le type A.

Pour *E. limosum*, la différence de rH qui existe entre les spores a été, en outre, vérifiée par d'autres méthodes. Dans une solution de chlorure d'or ou dans une solution d'azotate d'argent, les spores A, plus réductrices, sont plus colorées que les spores B. Dans une solution de permanganate de potassium à 1 p. 1000, les spores A ont une action décolorante plus marquée que celle des spores B.

L'ensemble des diverses réactions montre, par la comparaison des spores du même sexe, que le rH intracellulaire des spores est plus faible pour *E. limosum* que pour *E. arvense*. L'hétérogamie physico-chimique des spores de *E. limosum* est légèrement plus prononcée que dans l'autre espèce. En outre, on voit, par les colorations vitales, que quand les spores de *E. limosum* ont des différences de tailles, les plus petites sont en majorité du type B. Ainsi se trouve réalisé, dans cette espèce, un essai d'hétérogamie morphologique.

Étude de *Equisetum maximum*. — L'action directe des colorants et l'action de leurs leucodérivés permet de distinguer dans cette espèce des spores A et des spores B.

colorants	couleur des spores A	couleur des spores B
Safranine	rose très clair	rouge
Rouge neutre	jaunâtre	rouge
Violet neutre	pas de coloration	violet
Vert Janus	pas de coloration	vert
Bleu de méthylène	vert très pâle	bleu
Bleu de crésyl	vert très pâle	bleu
Thionine	violet très pâle	bleu

Dans chacune des expériences énumérées ci dessus, action directe ou action du leucodérivé, les spores A sont plus nombreuses que les spores B. Il en est de même dans la réaction du permanganate de potassium à 1 p. 1000; cette réaction permet de distinguer des spores A dont la couleur naturelle est très peu changée et des spores B teintées en violet.

Si tous ces résultats peuvent s'expliquer par l'existence d'un rH intracellulaire plus faible dans les spores A, l'action de réactifs



qui, à l'inverse de ceux utilisés plus haut, se colorent par réduction, devra nous donner, contrairement à ce qui se passait dans les expériences précédentes, un nombre de spores colorées plus élevé.

Effectivement, l'action de l'azotate d'argent donne deux sortes de spores: des spores A dont le cytoplasme a réduit l'azotate, elles sont nettement noircies, ce sont les plus nombreuses; des spores B dont la couleur naturelle a peu changé. L'acétate d'argent, le chlorure d'or donnent des résultats analogues; ils permettent de distinguer des spores A plus réductrices dont le cytoplasme prend une teinte sombre et des spores B dont la couleur est peu modifiée. La réaction des peroxydases donne des résultats semblables à ceux obtenus avec les deux autres espèces; les spores B donnent une réaction plus intense.

Dans certains pieds de l'espèce *E. maximum* les spores de petite taille sont en majorité du type B. Le fait paraît moins constant que dans *E. limosum* où il a déjà été indiqué plus haut.

En résumé, dans chacune des trois espèces de Prèles étudiées, il existe deux catégories de spores: A et B; les spores B ont un rH intracellulaire plus faible que celui des spores A.

#### (c) Recherches sur les Phanérogames

En comparant les résultats obtenus sur les Prèles avec les caractères sexuels révélés par l'étude des Sporozoaires, on pourrait conclure, par analogie, que les spores A dont le rH est inférieur sont des spores femelles et les spores B des spores mâles. Cette interprétation concorde d'ailleurs parfaitement avec la légère hétérogamie morphologique que présentent les spores de *E. limosum* et *E. maximum*. On a vu en effet que, pour ces deux espèces, la majorité des spores de petites tailles est du type B; or ce type B, ayant un rH plus élevé que le type A, se trouve (par analogie avec les Sporozoaires) réaliser les conditions d'un type mâle. Malgré ces raisons, il est d'une logique plus rigoureuse de comparer les spores de Prèles à des organes plus rapprochés d'elles que ne le sont les Sporozoaires afin de pouvoir conclure, d'une façon plus certaine, sur le signe de leur sexualité.

C'est là un des motifs qui ont déterminé le choix des Phanérogames comme matériel de recherches. Les nombreux travaux publiés sur les phénomènes de reproductions chez les Végétaux ont en effet démontré que le grain de pollen est l'homologue d'une

spore mâle de Cryptogame vasculaire alors que le sac embryonnaire est l'homologue d'une spore femelle. Ainsi se trouve naturellement posée la question de savoir s'il existe une différence de rH entre le grain de pollen et le sac embryonnaire ou l'ovule d'une Phanérogame et dans l'affirmative quel est le sens de cette différence ?

On peut, par les méthodes de colorations vitales, faire apparaître, pour le pollen et l'ovule mûrs d'une Phanérogame, des différences entre les potentiels d'oxydo-réduction intracellulaire de ces organes. Les affinités colorantes que présente fréquemment l'exine du grain de pollen ne permettent guère, dans la plupart des cas, de distinguer, dans la coloration globale du grain, ce qui est dû à l'affinité de l'exine pour la couleur de ce qui est la réaction propre du protoplasma, seule réaction qui nous intéresse ici pour apprécier qualitativement le rH intracellulaire. La sortie du protoplasma par un des pores du grain de pollen se réalise dans la solution qui renferme le réactif; on suit la coloration du protoplasma qui est ainsi émis à l'extérieur.

La perturbation provoquée dans l'état de ce protoplasma n'est certainement pas plus considérable que celle introduite dans les cellules animales pour la mesure précise du pH ou du rH soit par microinjection: J. NEEDHAM et NEEDHAM, D. N. (1925, 1926), soit par écrasement cellulaire: VLÈS (1924, 1926), REISS (1926), VELLINGER (1926).

D'ailleurs, dans les préparations, à côté des grains de pollen émettant leur protoplasma à l'extérieur, se réalisent des germinations avortées où l'intine, qui se décolle de l'exine, fait partiellement hernie par un des pores, le protoplasma subissant ainsi un minimum de traumatisme. Dans l'un et l'autre cas, protoplasma à nu ou encore enfermé dans l'intine, l'action des réactifs est la même. Les colorants ou leurs leucodérivés pénètrent rapidement dans le protoplasma du pollen, ils pénètrent aussi, assez vite, dans les cellules du nucelle, ainsi qu'en témoignent, dans la plupart des cas, une faible coloration des membranes cellulaires et, plus tardivement, la coloration de quelques noyaux.

1<sup>o</sup> *Geranium Robertianum*. — Le leucodérivé du bleu de méthylène colore en bleu le protoplasma du pollen, le funicule de l'ovule présente une coloration verte, quelques membranes cellulaires du nucelle sont légèrement colorées, mais le protoplasma de ses cellules reste incolore.

Le violet neutre, à l'état de leucodérivé, donne des résultats analogues: il colore le protoplasma du pollen en rouge violet; le protoplasma des cellules du nucelle n'est pas coloré, quelques noyaux se colorent par une action plus prolongée du réactif.

Le rouge neutre colore le protoplasma du pollen en rouge jaunâtre; le protoplasma des cellules du nucelle reste non coloré.

Le bleu de crésyl colore en bleu le protoplasma du grain de pollen, il laisse incolore le protoplasma des cellules du nucelle.

2° *Cheiranthus cheiri*. — Le bleu de méthylène ou son leucodérivé donnent une coloration bleue au protoplasma du pollen; l'ovule est coloré en vert dans le funicule par le leucodérivé et en bleu par coloration directe mais le protoplasma des cellules du nucelle reste incolore.

Le rouge neutre colore en rouge le protoplasma du pollen et ne colore pas le protoplasma des cellules du nucelle.

3° *Ranunculus repens*. — Le leucodérivé du rouge neutre colore en rouge le protoplasma du pollen, il ne colore pas le protoplasma des cellules du nucelle.

Le leucodérivé du violet neutre colore en rouge violacé le protoplasma du pollen, celui des cellules du nucelle n'est pas coloré.

4° *Arum maculatum*. — Le violet neutre colore le protoplasma du pollen en violet, l'ovule reste non coloré.

Le leucodérivé du bleu de méthylène colore en bleu verdâtre le protoplasme du pollen; quelques membranes cellulaires se colorent dans le nucelle mais le protoplasma des cellules du nucelle reste non coloré.

Les résultats de ces diverses colorations vitales sont concordants: ils montrent que, dans les 4 espèces de Phanérogames que nous venons d'étudier, le protoplasma du grain de pollen présente un pouvoir réducteur plus faible que celui du protoplasma des cellules du nucelle et en particulier que celui des cellules du sac embryonnaire.

Une série d'autres expériences avec les sels réductibles ou le permanganate vient confirmer cette interprétation et montrer la généralité du phénomène chez les Phanérogames.

Si on laisse séjourner les ovules et le pollen d'œillet dans une solution d'azotate d'argent, on constate que l'ovule manifeste un pouvoir réducteur plus grand que celui du pollen en se colorant plus fortement que lui. Les mêmes constatations peuvent être faites par l'action d'une solution de chlorure d'or.

Si on fait agir l'un ou l'autre des deux réactifs, azotate d'argent ou chlorure d'or, sur le pollen et l'ovule du lis, on obtient les mêmes résultats qu'avec l'œillet.

Pour les 3 espèces: œillet, lis et giroflée, on peut constater, en plaçant dans une solution de permanganate à 1 p. 1000 le pollen et l'ovule de la même plante, que les ovules décolorent plus fortement le permanganate que ne le fait le pollen.

Tous ces résultats concordent pour montrer que, chez les Phanérogames, le rH des cellules du nucelle est inférieur à celui du pollen.

Enfin, si on étudie l'action comparée du réactif des peroxydases (benzidine +  $H^2O_2$ ) sur le pollen et l'ovule d'une plante, on peut constater dans les 3 espèces, lis, œillet et renoncule rampante, que la réaction est plus intense avec le pollen qu'avec l'ovule.

Dans toutes les expériences que nous venons de décrire, comme d'ailleurs dans l'action des colorations vitales, les ovules se comportent comme les spores A des Prèles, tandis que le pollen a une action tout à fait analogue à celle des spores B. Nous pouvons donc conclure, avec plus de certitude qu'après la seule comparaison avec les Sporozoaires, que les spores A sont des spores femelles et les spores B, des spores mâles.

D'autre part, les différences de rH constatées dans les Phanérogames et les Prèles peuvent s'exprimer ainsi: les cellules polarisées dans le sens femelle (ovule ou spore A) ont un rH inférieur à celui des cellules polarisées dans le sens mâle (pollen ou spore B).

Ajoutons à ces résultats qu'une note de BARRAL (1927) apporte une confirmation aux faits exposés plus haut sur les Phanérogames. BARRAL, étudiant la réduction de l'acide picrique par les végétaux, constate des résultats différents suivant les organes examinés mais l'acide picramique, forme de réduction de l'acide picrique, «a toujours été trouvé dans les ovaires des fleurs». Cette constatation est en accord avec la faible valeur de rH que les expériences précédentes ont révélée dans les ovules.

#### (d) Recherches sur divers groupes

*Algues.* — Des recherches en cours sur les Algues, par des méthodes analogues à celles décrites plus haut, montrent que dans deux espèces; *Fucus vesiculosus* et *Fucus serratus*, le potentiel d'oxydo-réduction (rH) des oogones est inférieur à celui des anthéridies.

*Champignons.* — M. VANDENDRIES a eu la grande amabilité de me préparer des cultures (+) et (—) de plusieurs types de Coprins appartenant à diverses espèces, je lui exprime ici ma très vive reconnaissance. Les divers essais que j'ai pu faire sur ces cultures pour établir une différence dans les pouvoirs d'oxydo-réduction en relation avec le sexe n'ont pas donné de résultat. Si on se reporte aux divers travaux de VANDENDRIES (1925) sur la sexualité des Basidiomycètes, on voit que la sexualité de ce groupe est, d'après les recherches du savant mycologue, un phénomène très complexe. Il est fort possible que le matériel *Coprinus* se trouve être peu favorable à la recherche des caractères physico-chimiques de la sexualité.

Quoi qu'il en soit, du résultat négatif obtenu, on peut simplement conclure que les moyens de recherches employés furent insuffisants pour révéler, si elle existe, une différence physico-chimique entre les formes (+) et les formes (—) chez les Coprins.

Nous verrons, plus loin, que SATINA et BLAKESLEE, dans leurs recherches sur les Mucors, ont été plus heureux et que ces auteurs ont démontré l'existence d'une différence de pouvoir d'oxydo-réduction en relation avec le sexe dans les formes (+) et (—) d'une espèce. Les formes (+), plus réductrices, sont les femelles.

*Conclusions des recherches sur le rH.* — Les résultats obtenus dans les recherches exposées ci dessus sur les Sporozoaires, les Prèles, les Phanérogames, les Algues, peuvent se résumer dans un énoncé que j'ai appelé 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation: «La valeur du potentiel d'oxydo réduction, (rH) intracellulaire, est un caractère de sexualisation du cytoplasme; dans une espèce, les cellules polarisées dans le sens femelle ont un rH inférieur à celui des cellules polarisées dans le sens mâle» (JOYET-LAVERGNE, 1926g).

#### (e) Étude critique des Recherches

On peut faire aux recherches exposées ci dessus deux sortes de critiques, les unes relatives aux méthodes utilisées, les autres concernant l'interprétation des résultats. Nous allons examiner ces deux sortes de critiques:

A. *Critique des méthodes.* — Les méthodes utilisées comprennent 1<sup>o</sup> des réactions chimiques brutales comme l'action du permanganate, du chlorure d'or, de l'azotate d'argent, de l'acétate d'argent, dont les résultats traduisent manifestement des différences dans les pouvoirs d'oxydations-réductions des tissus



examinés; 2° des réactions colorantes qui, soit par l'action directe des colorants, soit par l'action de leurs leucodérivés, marquent également des stades d'oxydo-réduction différents suivant le sexe. Cette deuxième méthode est différente de celles utilisées par les auteurs pour déterminer le rH à deux points de vue: ( $\alpha$ ) par le mode de pénétration des colorants, ( $\beta$ ) par la nature des réactifs utilisés.

( $\alpha$ ) La pénétration des colorants ou de leurs leucodérivés s'effectue directement, sans le secours de la microinjection ni de l'écrasement cellulaire. Contrairement à ce que pensent J. NEEDHAM et D. M. NEEDHAM (1926c, p. 288), je n'ai en effet pas utilisé la méthode de «microécrasement» dans les recherches sur le rH. J'ai dit simplement, à propos de l'étude des grains de pollen que la sortie du cytoplasme provoquée par l'action de la solution colorante, ou que la germination avortée du grain de pollen, n'apportent pas une perturbation du protoplasma plus considérable que celles provoquées par la micro-injection ou par l'écrasement cellulaire.

( $\beta$ ) La valeur du rH des colorants utilisés n'a pas été déterminée quantitativement, c'est là une lacune de la méthode, lacune déjà signalée (1926g): «Il conviendra d'établir pour elle une échelle de valeurs qui, comme pour la méthode de CLARK, permettra de comparer les résultats obtenus» (p. 546). Depuis que cette remarque a été faite, les publications de AUBEL et GENEVOIS (1926), de RAPKINE et WURMSER (1926a, b, c), de AUBEL, GENEVOIS et WURMSER (1927a, b), de AUBEL, AUBERTIN et MAURIAC (1928), AUBEL et LÉVY (1929, 1930) ont apporté des précisions intéressantes sur cette question. Remarquons d'ailleurs, que si l'absence d'une échelle de valeurs est regrettable pour la coordination des recherches futures, elle n'intervient en aucune façon dans l'appréciation de la valeur des résultats obtenus: ces résultats étant uniquement basés sur des comparaisons de rH pour lesquelles la valeur absolue du rH n'intervient pas.

Les réactifs utilisés sont différents des types classiques, en particulier de ceux de l'échelle de CLARK, mais ils sont parfaitement capables de nous renseigner sur la valeur du rH intracellulaire et les méthodes que nous avons décrites ont été, depuis, utilisées dans ce but. C'est ainsi que AUBEL et LÉVY (1929, 1930) pour mesurer le potentiel d'oxydo-réduction des larves d'Insectes, se sont servis des colorants que nous avons préconisés, bleu de

crésyl, bleu de méthylène, bleu de Nil, vert de crésyl, vert Janus, rouge neutre et ils ont employé nos méthodes, méthode directe et méthode des leucodérivés.

B. *Critique des résultats.* — Parlant de la conclusion: «des cellules polarisées dans le sens femelle ont un rH inférieur à celui des cellules polarisées dans le sens mâle», J. et D. M. NEEDHAM (1926c) écrivent: «obviously a great deal more work will have to be done before so profound a relation can become generally accepted as true» (p. 288). Je suis d'autant moins surpris par cette opinion que j'avais exprimé déjà la nécessité de poursuivre les recherches pour compléter les résultats acquis (1926g). Toutefois, depuis cette époque, des constatations nouvelles, dont quelques unes ont été exposées plus haut, sont venues confirmer l'énoncé proposé. Nous ne devons pas, d'ailleurs, exagérer l'importance des généralisations à acquérir parceque précisément, étant donné le choix du matériel utilisé pour les recherches, les résultats acquis ont de très grandes chances d'exprimer des caractères généraux. Le groupe qui a été l'objet des recherches les plus minutieuses et les plus approfondies, celui pour lequel les phénomènes de sexualisation cytoplasmique ont apparu avec toute la précision de détails désirable et dans les diverses phases de l'évolution, est justement le groupe des Sporozoaires; or, nous avons pris soin de montrer, au début de ce chapitre, les nombreuses raisons qui permettent de considérer le Sporozoaire comme réalisant un type moyen au point de vue des manifestations de la sexualité.

D'autre part, si le nombre des espèces pour lesquelles la sexualisation cytoplasmique a été démontrée se trouve être relativement assez restreint, ces espèces ont été choisies dans des groupes tellement éloignés les uns des autres que la généralité du caractère qui leur est commun apparaît très probable. Quand une propriété, qui est un caractère *fondamental* et *primitif* de sexualisation, se manifeste dans des groupes aussi différents que les Sporozoaires, les Champignons, les Algues, les Prèles, les Phanérogames, il est rationnel de la considérer comme un caractère général de la sexualité.

Une autre critique sur l'interprétation des résultats a été faite par SCHRATZ (1928b), cette critique s'applique spécialement aux résultats obtenus dans l'espèce *Equisetum arvense*. SCHRATZ a repris l'étude de cette espèce par les méthodes que j'avais

indiquées. Il constate bien une différence de coloration dans les spores mais il pense que ce phénomène peut-être attribué à une différence de perméabilité des spores, sans qu'on puisse voir d'ailleurs les raisons pour lesquelles il est fait appel ici à la qualité de perméabilité. La variété des réactifs qui ont été utilisés dans les recherches sur la sexualisation cytoplasmique ne permet pas de donner, pour les constatations faites, une autre interprétation que celle d'une différence dans le rH intracellulaire.

SCHRATZ a constaté, en outre, l'existence, dans le matériel qu'il a étudié, de spores présentant une coloration intermédiaire entre celle des spores A et celle des spores B. D'après l'interprétation donnée dans la sexualisation cytoplasmique ce fait montrerait simplement que, chez certains échantillons de Prêles de l'espèce *Equisetum arvense*, la sexualité des spores est parfois indécise. SCHRATZ nous apporte précisément une preuve de cette indécision dans la sexualité, puisqu'il peut, dans des conditions expérimentales précises, par des ensemencements serrés, obtenir des germinations de spores qui donnent, presque toutes, des prothalles mâles et, pour lui, toutes les spores ont en elles la potentialité de germer en donnant des prothalles mâles. Déjà en 1911, PERRIN avait noté, sur divers exemples, que chez les Prêles l'unisexualité n'était pas aussi générale qu'on semblait l'admettre et que l'hermaphrodisme s'y rencontrait assez fréquemment. Le plus souvent les prothalles mâles sont unisexués mais les prothalles d'apparence femelle peuvent être hermaphrodites. MÄCKEL (1924) montre que dans l'espèce *Equisetum arvense* les spores peuvent donner des prothalles hermaphrodites. Il résulte donc de ces diverses constatations que la sexualité des spores de Prêles présenterait, pour diverses races, une certaine labilité et la présence de types de colorations intermédiaires obtenus par SCHRATZ est une manifestation chimique de cette labilité.

Il ne serait possible de transformer cette constatation de couleurs intermédiaires en une objection contre les conceptions de la sexualisation que si l'on apportait la preuve que ces conceptions, édifiées, à l'origine, sur l'étude des êtres gonochoriques comme les Sporozoaires, ne peuvent, en aucune façon, s'appliquer à des êtres présentant une possibilité d'hermaphrodisme ou d'intersexualité. Or, non seulement cette preuve n'a pas été apportée, mais nous montrerons, au chapitre de l'intersexualité,

que c'est précisément la notion inverse qui représente la vérité. La sexualisation cytoplasmique s'applique parfaitement aux hermaphrodites et intersexués et elle nous permettra, pour divers cas, d'interpréter les résultats constatés dans l'intersexualité.

Aucun des résultats positifs apportés par SCHRATZ ne nous paraît donc constituer une objection sérieuse à la conception de la sexualisation cytoplasmique. D'autre part, l'étude des germinations naturelles des spores d'*Equisetum arvense* vient confirmer notre interprétation.

On sait que les diverses réactions chimiques des spores de *Equisetum arvense* concordent pour montrer que les spores A sont plus nombreuses que les spores B. En comparant les qualités chimiques de ces spores, A et B, avec ce que nous avons trouvé chez les Sporozoaires et les Phanérogames nous avons conclu que les spores A sont du sexe femelle et les spores B du sexe mâle, mais nous n'avons pas apporté la vérification expérimentale de ce fait. Cette vérification consisterait à montrer que, dans les germinations naturelles des spores, le nombre des prothalles femelles, issus des spores A, est plus grand que celui des prothalles mâles, issus des spores B. Nous n'avons pas eu besoin de chercher à réaliser cette vérification expérimentale, elle est apportée par le travail de MÄCKEL (1924). Cet auteur nous montre que, dans la germination naturelle des spores de *Equisetum arvense*, les prothalles qui se développent sont de deux types; les uns sont des types purement femelles, ce sont les plus nombreux, les autres, moins nombreux, sont hermaphrodites. La première catégorie correspond évidemment aux spores que nous avons déterminées chimiquement comme spores femelles, la deuxième catégorie correspond aux spores B que nous appelons des spores mâles. Le fait que les spores B, présentant des caractères chimiques de mâles, peuvent donner des prothalles qui deviennent hermaphrodites n'amointrit pas la valeur de la vérification expérimentale que les travaux de MÄCKEL apportent à nos conclusions, puisque, ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, l'intersexualité et l'hermaphroditisme sont justiciables de la sexualisation cytoplasmique.

Il résulte donc, de l'étude que nous venons de faire, que les critiques formulées au sujet de la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation cytoplasmique ne diminuent pas la portée de la proposition faite. Toutefois, il convient de retenir la constatation de SCHRATZ au

sujet de la labilité sexuelle que peuvent présenter certaines races d'*Equisetum arvense* pour remarquer que l'analogie qui existe entre les spores de Prèles et les Sporozoaires, au point de vue de la sexualité, n'est peut-être pas aussi parfaite que nous l'avions supposé. Les expressions isogames et hétérogames que nous avons choisies pour ne pas masquer cette analogie ne sont pas très heureuses. Il convient donc de les modifier et d'exprimer les faits constatés chez les Prèles en disant que ces Végétaux présentent une hétérosporie chimique correspondent à la sexualisation cytoplasmique.

Parmi les idées qui ont été formulées au sujet de la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation il n'y a pas eu seulement des objections, divers auteurs ont émis des opinions favorables. Nous avons déjà vu (chap. IV) que REMOTTI (1928), qui, dans ses recherches sur les différences physiologiques sexuelles chez les Poissons, avait obtenu des résultats en apparence tout à fait opposés à la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation, a montré, par l'interprétation judicieuse des faits, que cette apparence était trompeuse et qu'en réalité les résultats de ses recherches se concilient parfaitement avec les données de la sexualisation cytoplasmique.

AMAR (1929) a insisté sur l'importance que présente l'existence d'un pouvoir oxydant plus élevé dans le cytoplasme mâle, pour comprendre les phénomènes de la sexualité. D'après les observations de AUBEL et GENEVOIS (1928) la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation semble bien pouvoir s'appliquer aux Phanérogames puisque «les organes mâles apparaissent à la périphérie ou au sommet des bourgeons, dans des conditions de rH exceptionnellement élevées, au contraire des organes femelles» (p. 22). Enfin SCHOPFER, (1928b), dans ses recherches sur la sexualité des Champignons ayant fait une étude critique des divers résultats apportés jusqu'à ce jour dans la Biochimie sexuelle, exprime à propos de la sexualisation cytoplasmique l'opinion suivante: «Tous les faits signalés par JOYET-LAVERGNE forment, comme on le voit, un ensemble d'une remarquable homogénéité, de telle sorte que des lois peuvent être émises . . . . Les êtres très différents qui ont servi de matériel à cette étude sont un garant de la généralité des conclusions» (p. 164).

#### 4. L'évolution des lipoides et graisses

L'étude de l'évolution des lipoides et graisses a été faite en détail dans le groupe des Sporozoaires. Pour les mêmes raisons



que celles qui ont été exposées ci dessus, au sujet du rH, le matériel choisi, pour vérifier la généralité du caractère de sexualisation que présentent les Sporozoaires, a été: 1<sup>o</sup> les Phanérogames 2<sup>o</sup> les Prèles.

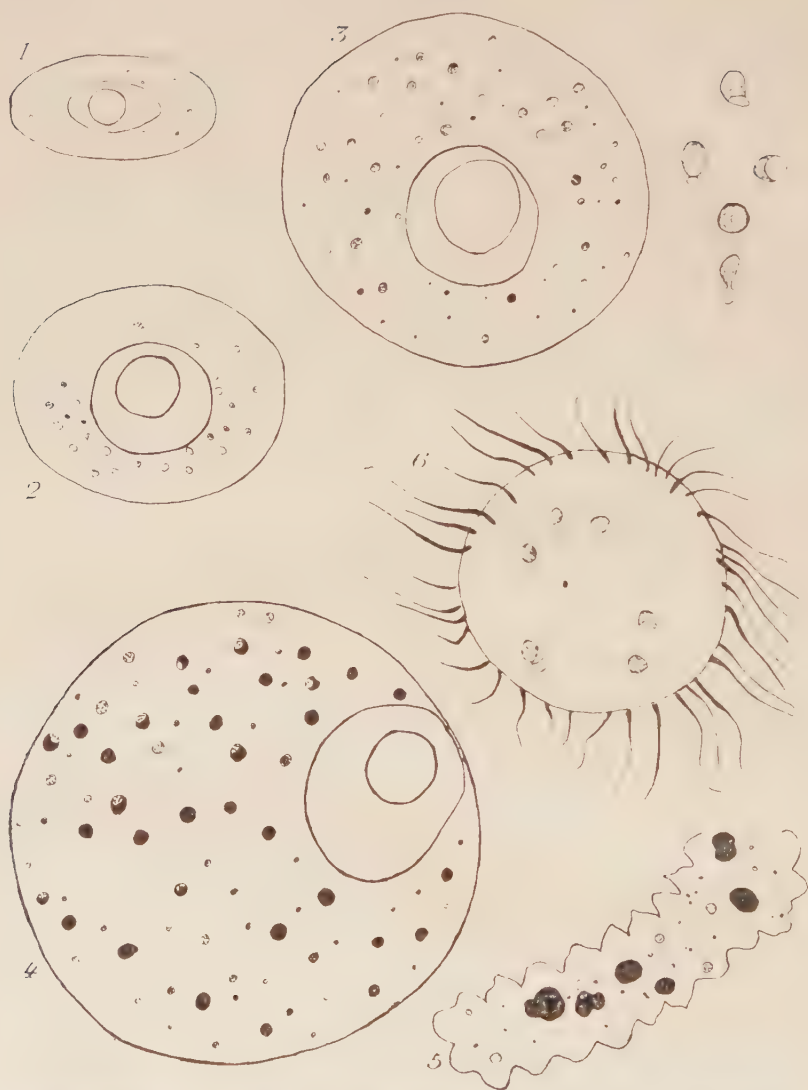
#### (a) Recherches sur les Sporozoaires

La transformation des réserves lipéoïdes et graisses, au cours de la croissance et de la multiplication du Sporozoaire, est entièrement dominée par le phénomène de la sexualité. Contrairement à ce qui peut se faire pour la description des autres constituants de la cellule, il n'est pas possible de décrire l'évolution des lipéoïdes et graisses, dans le cycle d'un Sporozoaire, sans tenir compte de son sexe. La question ayant été traitée longuement ailleurs (JOYET-LAVERGNE, 1925g) nous ferons ici le résumé succinct indispensable pour la clarté du sujet en décrivant sommairement l'évolution des lipéoïdes et graisses dans une Coccidie, *Aggregata eberthi*, et dans une Grégarine, *Nina gracilis*.

*Aggregata eberthi*. — Les jeunes gamontes renferment dans leur cytoplasme quelques granules lipéoïdes, ces granules deviennent plus nombreux pendant la croissance de la Coccidie, certains d'entre eux augmentent de taille et deviennent alors des vésicules. De forme ovoïde ou circulaire, ces vésicules se divisent en deux catégories: les unes constituent une masse homogène, d'autres présentent un croissant périphérique qui a des affinités plus marquées pour les colorants des lipéoïdes. Ce croissant embrasse une vacuole moins colorable. Les rapports de tailles de ces deux constituants de la vésicule sont très variables et donnent ainsi de nombreux aspects aux éléments figurés des réserves lipéoïdes et graisses.

Dans le gamonte femelle ou macrogamète, au cours de la croissance, les vésicules augmentent assez rapidement de taille et leur osmiophilie s'affirme assez vite. Quand le gamonte a achevé sa croissance il contient de grandes vésicules lipéoïdes de 3 à 5 $\mu$ , parfois 6 $\mu$ ; elles se transforment en graisses neutres. Cette transformation est presque totale au stade de migration du noyau vers la périphérie de la Coccidie (fig. V).

Les enclaves de graisse se retrouvent dans l'œuf après la fécondation, puis dans la zone cytoplasmique centrale des rubans de découpage, lors de la formation des sporoblastes. Dans les tissus fixés par les mélanges chromiques ne conservant pas les graisses neutres, on trouve, à la place de ces enclaves, des vacuoles



Explication de la figure V. Les lipoides et graisses dans la gamogonie d'*Aggregata cherthi*. — 1 à 4 : évolution du macrogamète ou gamonte femelle. — 5 : découpage des sporoblastes. — 6 : microgamétocyte ou gamonte mâle. Les lipoides sont représentés en gris, les graisses en noir. 1 à 4  $\times$  par 500; 5  $\times$  par 1000; les lipoides représentés à coté de 3 sont  $\times$  par 2000; 6 est  $\times$  par 1000.

vides dont la périphérie a encore une certaine affinité pour le Soudan III. Cette coloration me semble due à la présence d'un reliquat de la masse lipophile, génératrice de la graisse.

Dans le gamonte mâle ou microgamétocyte, la masse des lipoides est un peu inférieure aux réserves en lipoides et graisses du macrogamète. La croissance des vésicules est moins rapide, elles atteignent au maximum  $3\ \mu$ , 5, rarement  $4\ \mu$ . Leur osmophilie se développe plus faiblement et leur transformation chimique ne dépasse pas la phase lipophile. Lors de la genèse des microgamètes, on trouve des vésicules lipoides dans le reliquat.

*Nina gracilis*. — Les réserves lipoides et graisses présentent le même aspect et la même évolution générale au cours de la croissance que celles de la Coccidie *Aggregata eberthi*. Une partie des granules du jeune céphalin se transforme en vésicules semblables à celles des Coccidies mais ici les vésicules sont plus petites, elles atteignent au maximum  $2\ \mu$ .

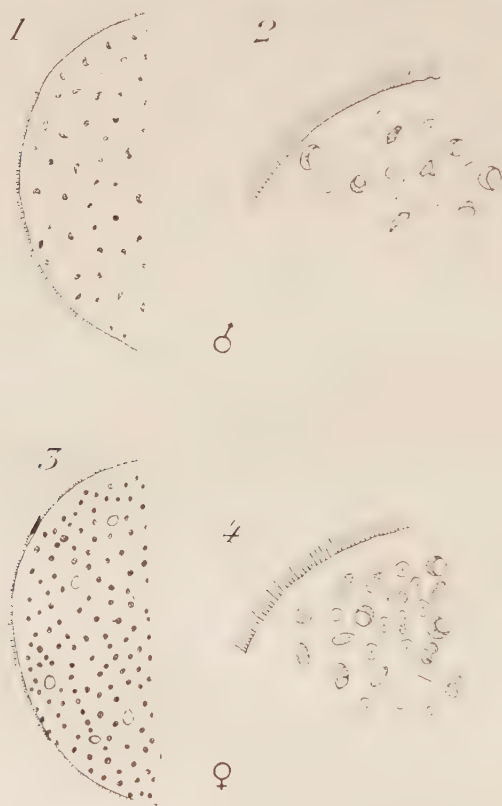
La sexualisation du cytoplasme est nette dans les sporadins. Ceux qui, par leurs réserves vitelloïdes, se caractérisent comme femelles ont une masse lipophile plus abondante; les vésicules sont plus grosses et plus osmophiles (fig. VI).

Lors de l'enkystement des Grégarines, la différence entre les deux conjoints est encore plus accentuée; une partie des vésicules lipoides femelles s'est transformée en graisse; l'osmophilie des vésicules mâles a peu augmenté. Plus tard, au stade II (stade défini par LÉGER et DUBOSCQ, 1909), la forme en croissant domine dans les deux Grégarines; la taille maxima des vésicules est  $3\text{ à }4\ \mu$  pour la femelle;  $2\ \mu$ ,  $5\text{ à }3\ \mu$  pour le mâle. Les enclaves de graisses sont encore localisées à la périphérie du cytoplasme femelle, leur forme est irrégulière, mais montre nettement qu'elles sont le résultat de la coalescence de plusieurs vésicules. La suite de l'évolution de ces graisses est complexe (fig. VII).

Chez le mâle, au contraire, les vésicules lipoides conservent leurs caractères; on les retrouve, au moment de la genèse des microgamètes, c'est à dire à la fin de l'évolution du mâle, semblables à ce qu'elles étaient au stade II. Comme pour l'*Aggregata*, la phase lipophile n'est pas dépassée dans le mâle.

L'étude de la Coccidie *Adelina dimidiata* et des Grégarines *G. polymorpha*, *G. cuneata*, *Stylorynchus longicollis*, montre la même différence d'évolution des lipoides en rapport avec le sexe.

Nous pouvons donc conclure que, dans le groupe des Sporozoaires, les lipoïdes de la femelle, constitués par des éléments

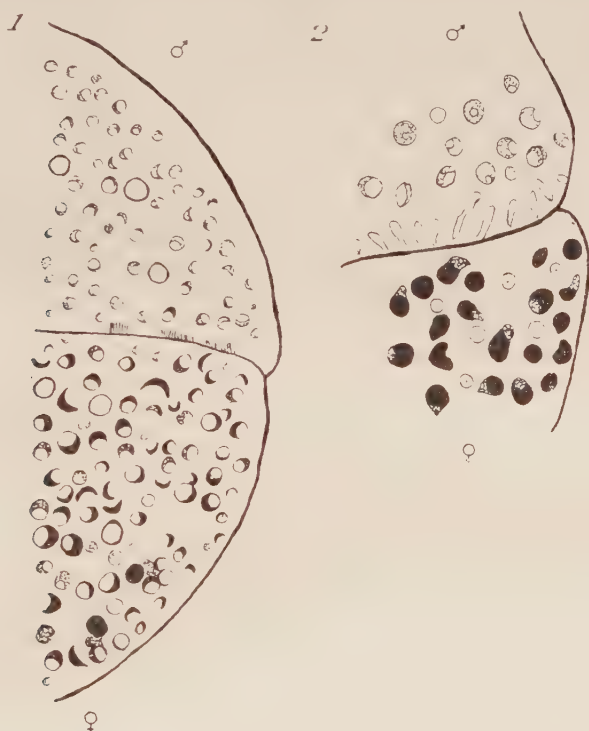


Explication de la figure VI. Les lipoïdes dans deux sporadins de *Nina gracilis* rapprochés pour l'accouplement. — 1 et 3 moitiés de sections transversales du mâle et de la femelle,  $\times 500$ . — 2 et 4 portions des cytoplasmes de 1 et 3,  $\times 2000$ . — Les masses vitelloïdes de la femelle sont représentées par leurs contours.

plus abondants et de plus grande taille, évoluent jusqu'au stade grasse; ceux du mâle ne dépassant pas la phase lipoïde.

## (b) Recherches sur les Phanérogames

Diverses Phanérogames ont été soumises à l'action de l'acide osmique: 1<sup>o</sup> par l'action directe du réactif sur le pollen et l'ovule frais; 2<sup>o</sup> par l'action de l'acide osmique sur le pollen et l'ovule ayant subi la même durée de fixation au formol salé.



Explication de la figure VII. Les lipoides et les grasses dans les Kystes de *Nina gracilis*. — 1, Kyste au stade II. — 2, Kyste au stade IV. — Les lipoides sont en gris, les grasses en noir. — 1,  $\times 500$ . — 2,  $\times 1000$ . — Les noyaux ont été représentés par leurs contours.

Les résultats des deux méthodes sont concordants, mais ceux obtenus par la deuxième méthode étant plus complets seront seuls exposés ci dessous.

Six espèces ont été étudiées: *Arum maculatum*, *Cheiranthus cheiri*, *Helleborus niger*, *Primula officinalis*, *Antirrhinum majus*,



un hybride de *Calceolaria*. Les solutions d'acide osmique utilisées ont des concentrations variant de 2 p. 100 à 0,2 p. 100; la durée du séjour des organes dans chaque solution est variable suivant les espèces, de façon à pouvoir suivre l'action graduelle du réactif. La seule condition constamment réalisée dans toutes ces expériences est la suivante: le pollen et l'ovule d'une plante séjournent, pendant le même temps, dans les mêmes solutions osmiques.

Malgré cette précaution, le pollen et l'ovule ont des différences morphologiques trop grandes pour qu'on puisse considérer ces deux organes comme placés dans des conditions identiques par rapport à un réactif de faible pouvoir pénétrant, comme l'acide osmique. Si les résultats obtenus avaient été l'inverse de ce qu'ils sont, aucune conclusion précise ne pouvait se dégager de cette comparaison; or, il se trouve que, malgré les conditions défavorables de pénétration que présente le cytoplasme des cellules du nucelle par rapport au cytoplasme du pollen, l'action de l'acide osmique est plus intense sur les cellules du nucelle.

Les résultats étant concordants pour les six espèces étudiées, on peut en donner une description d'ensemble. Le grain de pollen est pénétré par le réactif plus rapidement que les cellules du nucelle, sa couleur est très peu changée, elle est simplement teintée d'un gris très pâle. De petits éléments en arcs ou en granules sont noircis par l'acide osmique. Dans certaines espèces: *Primula officinalis*, *Cheiranthus cheiri*, *Antirrhinum majus*, l'hybride de *Calceolaria*, on distingue nettement que ces petits arcs constituent la bordure de fines vacuoles. La substance des arcs noircis par l'acide osmique est insoluble dans l'essence de térébenthine (*Antirrhinum majus*). Ce sont là des caractères morphologiques et chimiques des éléments de Golgi.

D'autre part, la coloration vitale au rouge neutre sur le pollen de *Cheiranthus cheiri* donne des images tout à fait semblables à celles que révèle l'acide osmique. Je considère donc ces éléments, noircis par l'acide osmique dans le pollen, comme représentant l'appareil de Golgi, sans chercher d'ailleurs à préciser davantage cette question.

Si la couleur du cytoplasme du pollen est très peu changée par l'action de l'acide osmique, dans tous les cas étudiés, le cytoplasme des cellules du nucelle est au contraire noirci.

Étant donné la variété des types étudiés, cette différence d'action exprime un caractère général, séparant le cytoplasme du

pollen du cytoplasme des cellules du nucelle. On pourrait y voir une preuve nouvelle de la différence de rH qui existe entre ces deux organes, le noircissement de l'acide osmique dans les cellules du nucelle étant alors considéré comme une simple manifestation d'un pouvoir réducteur cytoplasmique plus élevé.

En réalité, dans ces expériences, le noircissement de l'acide osmique signifie autre chose qu'une simple réduction. L'acide osmique se comporte là comme un réactif des graisses. En effet, l'action du Soudan III et du Scharlach R montrent que quand il y a une inégalité de répartition des lipoides et graisses dans l'ovule des Phanérogames étudiés, cette même différence de répartition est révélée par l'acide osmique. D'ailleurs, si on traite le pollen et l'ovule de *Antirrhinum majus* par un solvant des graisses, l'acétone, on voit que les différences obtenues ensuite par l'action de l'acide osmique, sur ces organes, sont considérablement atténuées.

On peut donc conclure que, chez les Phanérogames comme dans les Sporozoaires, les cellules polarisées dans le sens femelle acquièrent des réserves en graisses qui réduisent l'acide osmique, tandis que les réserves des cellules qui donneront les gamètes mâles n'ont pas cette qualité.

#### (c) Recherches sur les Prèles

Si on laisse séjourner quelques heures dans une solution d'acide osmique à 2. p. 100 ou à 1. p. 100 des spores de Prèles fixées au formol salé des espèces *Equisetum arvense* ou *Equisetum limosum*, on obtient les résultats suivants. Dans chaque espèce de Prèle, les spores se divisent en deux catégories.

La première catégorie est formée par des spores très faiblement teintées en gris par l'acide osmique, elles présentent parfois de petits arcs très fins noirçis par ce réactif; ces arcs, ayant une disposition analogue à celle que donne la coloration vitale au rouge neutre sur les spores de *Equisetum arvense*, représentent, très probablement, les éléments de Golgi. La deuxième catégorie est formée par des spores nettement noirçies.

L'action de l'acide osmique sur l'espèce *Equisetum maximum* permet de distinguer également deux catégories de spores; les unes teintées en gris, les autres nettement noirçies.

Dans chacune des trois espèces étudiées, les spores qui noirçissent fortement par l'action de l'acide osmique sont les spores femelles.

La réaction de l'acide osmique n'est pas simplement le signe d'une réduction plus intense dans les spores femelles dont le rH est, comme nous l'avons vu, plus faible. L'acide osmique se comporte ici comme un réactif des graisses.

Si, en effet, on traite les spores de *Equisetum arvense* par la méthode de CIACCIO pour la recherche des graisses, on distingue, comme par l'action directe de l'acide osmique, les spores femelles à ce qu'elles sont nettement plus noires que les spores mâles; or il est peu probable que les diverses manipulations de la méthode de CIACCIO conservent les qualités du rH intracellulaire. Si, d'ailleurs, on traite les spores de *E. arvense* par un solvant des graisses, l'acétone, les différences obtenues ensuite par l'action de l'acide osmique sur les spores mâles et femelles se trouvent considérablement atténuées.

*Conclusions des recherches sur les lipoides et graisses.* L'étude des Prêles nous a donné des conclusions semblables à celles des recherches sur les Sporozoaires et les Phanérogames. L'évolution des lipoides et graisses se montre partout en rapport avec le sexe et cette différence sexuelle est la même dans les trois groupes étudiés. Cette analogie de l'évolution sexuelle des lipoides et graisses dans les divers groupes apparaît encore plus nette par les deux constatations suivantes: 1<sup>o</sup> Les réactifs, soudan III, scharlach R, n'ont décelé chez les Sporozoaires aucune différence se rapportant à la sexualisation cytoplasmique, il en est de même chez les Végétaux, ces réactifs montrent bien l'existence des lipoides dans le pollen ou la spore mâle comme dans l'ovule ou la spore femelle, mais, par ces méthodes, il n'apparaît, entre les organes étudiés, aucune différence pouvant se rattacher à la sexualité. 2<sup>o</sup> On sait que les lipoides du Sporozoaire mâle se rapprochent de la lécithine: deux végétaux ont été étudiés à ce point de vue: une Phanérogame, *Antirrhinum majus*, et une Prêle, *Equisetum arvense*; dans les deux cas, pollen ou spore mâle, le noircissement secondaire par passage à l'alcool, qui est un des caractères de la lécithine, s'est montré très net.

Ainsi, dans les Prêles, les Phanérogames, les Sporozoaires, la même différence se manifeste dans la nature des réserves lipoides et graisses, suivant le sexe. Étant donnée l'isogamie morphologique des Prêles et de divers Sporozoaires étudiés, cette différence peut-être considérée comme un caractère *fondamental* et *primitif* de sexualisation cytoplasmique que j'ai exprimé dans l'énoncé

de la 2<sup>ème</sup> Loi de sexualisation: *Les différences de nature et de proportions dans les réserves lipoides et graisses constituent un caractère de sexualisation du cytoplasme: les cellules polarisées dans le sens femelle acquièrent des réserves en graisses qui réduisent l'acide osmique; les réserves lipoides des cellules qui donneront les gamètes mâles n'ont pas cette qualité* (JOYET-LAVERGNE, 1927c).

(d) **Etude critique des recherches sur les lipoides et les graisses**

Les méthodes utilisées pour la recherche des lipoides et graisses sont les méthodes classiques. Les fixateurs sont le formol salé, le Ciaccio, l'acide osmique ou divers fixateurs mitochondriaux. Les réactifs employés sont le bleu de nil, le soudan III, le scharlach R et l'acide osmique.

On a vu, plus haut, à propos du rH, les raisons pour lesquelles le 1<sup>er</sup> caractère de sexualisation cytoplasmique peut-être considéré, même indépendamment des recherches des auteurs, comme un caractère général de la sexualité. Les raisons exposées à ce sujet sont parfaitement valables pour la deuxième loi qui a été établie d'après des recherches parallèles à celles relatives au rH.

Nous allons maintenant voir si l'énoncé proposé (2<sup>ème</sup> loi) est en accord avec les résultats des auteurs. Nous pourrions ainsi apprécier plus justement quel caractère de généralité présente la proposition faite.

Si l'enrichissement en graisses des cellules polarisées vers le sens femelle est un phénomène général, on pourra trouver une répercussion de ce caractère dans la distribution des réserves d'un organisme. C'est effectivement ce qui a été constaté chez les Insectes et chez les Vertébrés. D'autre part, il existe un lien entre l'orientation sexuelle des cellules et la nature ou l'abondance des réserves lipoides et graisses. Divers travaux vont nous montrer que ce rapport existe.

ANCEL (1902) étudiant les conditions de différenciations des cellules mâles et femelles dans la glande hermaphrodite de *Helix pomatia* dit: «Les cellules sexuelles, primitivement indifférentes, deviennent femelles ou mâles suivant les conditions qu'elles rencontrent dans la glande génitale au moment de leur apparition. Ces conditions sont réglées, selon notre hypothèse, par l'existence ou l'absence à cette époque d'éléments différenciés dans le sens nourricier».

L'auteur, dans un travail d'ensemble (1903), s'est surtout préoccupé de l'étude détaillée de l'évolution nucléaire; toutefois,

il note qu'une partie des réserves nutritives des cellules nourricières peut-être mise en évidence par l'acide osmique ou par l'hématoxyline cuivrique d'après le procédé de WEIGERT. D'autre part, l'explication de la figure 13 (Pl. XIII) nous montre, dans le cytoplasme des futurs oocytes, des grains colorables par l'acide osmique; or, ce caractère n'existe pas dans l'évolution des spermatogonies. Il apparaît ainsi qu'un des signes de la sexualisation cytoplasmique est l'enrichissement en réserves de graisses des cellules polarisées dans le sens femelle.

RUSO (1907 à 1912) distingue, chez la Lapine, deux sortes d'œufs: les uns du type anabolique, riches en lécithine, donneront des femelles; les autres du type catabolique, pauvres en lécithine, donneront des mâles. Par des injections de solutions de lécithine à des Lapines, l'auteur a pu augmenter notablement la proportion des femelles dans la progéniture.

VAN DER STRICHT (1911) étudiant la vitellogénèse dans l'ovule de Chatte trouve également deux sortes d'œufs et dit: «Cette différence dans la quantité de graisse, pour des ovules arrivés un même stade de leur évolution, nous paraît avoir une importance capitale dans la détermination du sexe».

FAURÉ-FREMIET (1913) montre que, dans *Ascaris megalocephala*: «les jeunes oocytes possèdent, dans une région déterminée de leur cytoplasme, une réserve grasseuse . . . . Tandisque les spermatocytes ne renferment à ce stade que quelques rares globules gras» (p. 486).

D'autre part, on sait que divers auteurs ont montré que, chez quelques Vertébrés et Invertébrés, la composition des tissus de l'organisme réalise des conditions telles que les cellules polarisées dans le sens femelle se trouvent avoir à leur disposition un matériel nutritif plus riche en graisses que les cellules polarisées dans le sens mâle.

Les résultats obtenus concernent d'ailleurs des stades d'évolution qui ne sont pas comparables. Pour RUSSO et pour VAN DER STRICHT, c'est la richesse de l'ovule en lipéides ou graisses qui fixera l'orientation du sexe. Pour les autres auteurs, les différences constatées en rapport avec la sexualité s'appliquent à des stades plus avancés de l'évolution.

Ces résultats, si divers, concordent cependant avec l'énoncé proposé. Il me paraît y avoir, dans cette concordance, une raison



nouvelle de considérer que la 2<sup>ème</sup> loi de sexualisation exprime véritablement un caractère très général de la sexualité.

Si nous voulons que l'énoncé proposé renferme dans son texte tous les résultats indiqués, y compris ceux relatifs à *Ascaris megalocephala* où, d'après FAURÉ-FREMIET, «les spermatocytes ne renferment que quelques rares globules gras»; nous n'avons qu'à lui faire une légère addition qui n'en altère pas le sens général, et dire: Les différences de nature et de proportions dans les réserves lipoides et graisses constituent un caractère de sexualisation du cytoplasme: les cellules polarisées dans le sens femelle acquièrent des réserves en graisses qui réduisent l'acide osmique; les réserves lipoides des cellules qui donneront les gamètes mâles n'ont pas cette qualité ou, pour une même espèce, l'ont à un degré moindre.

La généralisation de la 2<sup>ème</sup> loi de sexualisation cytoplasmique ressort avec évidence du rapprochement que nous pouvons faire avec les résultats décrits au chapitre VI. Parmi les différences chimiques sexuelles, nous avons noté, en effet, que les différences dans la genèse et l'évolution des graisses constituaient un des caractères les plus nettement établis et, cela, dans des groupes divers: Mollusques, Crustacés, Poissons, Oiseaux. Il a été possible de formuler comme conséquences de notre étude physicochimique des différences sexuelles les deux propositions suivantes:

1<sup>o</sup> Il se manifeste dans les organismes des groupes étudiés une différence chimique sexuelle sensible dans la genèse et l'évolution des graisses. L'examen des organes de réserves et l'étude de la composition du sang font apparaître une adipogenèse plus prononcée chez la femelle que chez le mâle, dans une même espèce.

2<sup>o</sup> Les fluctuations de l'adipogenèse sont en relation avec les conditions de la vie génitale. Une plus grande importance de fabrication des graisses est en corrélation avec la formation des éléments sexuels femelles.

Avec les seules ressources que nous apportaient les recherches sur les différences physico-chimiques sexuelles nous avons été incapables de fixer avec précision les rapports qui existent entre les deux propositions et leur degré de généralité. Les résultats obtenus dans la sexualisation cytoplasmique, par des recherches tout à fait indépendantes de celles qui ont permis de formuler les propositions ci dessus, vont nous permettre de résoudre cette question.

Les deux propositions sont, l'une et l'autre, en corrélation avec les manifestations de la polarisation sexuelle, mais ce dernier phénomène les domine. Nous comprenons parfaitement maintenant que chez certains organismes, comme le Ver à soie, on puisse vérifier la deuxième proposition alors que la première proposition n'est pas vérifiée. Si l'organisme femelle est, chez beaucoup d'espèces, le plus riche en graisses ce fait n'est pas une nécessité absolue, un caractère sexuel absolument différentiel. Ce qui constitue le caractère véritablement différentiel au point de vue sexuel, c'est la possibilité pour l'organisme de réaliser, à un moment donné de son évolution, les conditions de polarisation sexuelle.

Pour le sexe femelle, l'abondance des graisses semble bien pouvoir favoriser l'apparition de telles conditions: mais, en définitive, la réalisation d'une sexualisation cytoplasmique qui placera les cellules germinales dans des conditions de polarisation vers le sexe femelle est le seul facteur essentiel dont la réalisation devra être assurée; on conçoit que semblable réalisation puisse parfaitement s'opérer avec un organisme femelle moins riche en graisse que le mâle.

Ainsi, parmi les nombreux aspects que peut présenter le problème des rapports entre l'adipogenèse et la sexualité, la seule condition dont la corrélation intime avec l'orientation du sexe apparaît nettement, c'est la condition fixée par la 2<sup>ème</sup> loi de sexualisation cytoplasmique. La conception de la sexualisation cytoplasmique nous aura permis de comprendre la signification des résultats apportés par l'étude des différences sexuelles physico-chimiques.

CHODAT et SCHOPFER (1927) ont apporté une contribution très précieuse à la thèse que nous soutenons sur la généralité de la 2<sup>ème</sup> loi de sexualisation cytoplasmique en appliquant l'énoncé de cette loi pour fixer d'une façon définitive le sexe de l'espèce *Mucor hiemalis*. Ils ont montré l'existence d'une différence dans la teneur en carotène et en graisse, différence qui se trouve dans le mycelium et aussi dans le progamète. Le sexe (+) qui est le plus riche en graisse est considéré, par ces auteurs, comme le sexe femelle.

##### 5. Etude comparée des deux lois de sexualisation cytoplasmique

La question de la sexualité est une des plus complexes de la Biologie; toutefois, un des caractères les plus généraux qui se

dégagent de la comparaison de l'évolution des sexes c'est la manifestation d'un pouvoir de multiplication cellulaire plus élevé dans la genèse des éléments mâles que dans la genèse des éléments femelles. Cette manifestation est même la différence fondamentale qui sépare la spermatogénèse de l'ovogénèse.

Le fait que le grain de pollen ne donne que deux anthérozoïdes ne diminue pas la portée très générale de cette différence entre les sexes. Toutes les découvertes faites sur la reproduction des végétaux concordent pour montrer que la réduction du nombre des anthérozoïdes est un phénomène secondaire, analogue à la perte des cils de ces éléments; les deux phénomènes étant des conséquences directes du transport prématuré du prothalle mâle sur l'organe femelle et de la vie parasitaire de ce prothalle. (Les deux lois de sexualisation énoncées ci dessus s'appliquant au pollen, malgré les modifications secondaires de cet organe, il y a là une preuve nouvelle du caractère fondamental et primitif de la sexualisation cytoplasmique exprimée par ces lois.)

Nous pouvons envisager le problème de la sexualité au point de vue de ce caractère très général: la différence de pouvoir de multiplication cellulaire qui se manifeste dans l'un et l'autre sexe. Nous considérerons, qu'à l'image de ce qui se passe dans *Nina gracilis*, les qualités physico-chimiques du cytoplasme et en particulier l'évolution des lipoides et graisses sont une des causes de la différence du pouvoir de multiplication cellulaire caractéristique du sexe.

Le problème de la multiplication cellulaire déborde le cadre de la sexualité, nous allons prendre quelques exemples des travaux pour lesquels les rapports entre la multiplication de la cellule et les qualités du cytoplasme ou du milieu nutritif ont été précisés.

BOVERI (1910) montre que dans le développement de l'œuf d'*Ascaris megalocephala*, il y a une différence de répartition des granulations graisseuses vitellines dans les deux premiers blastomères. Or, le blastomère correspondant au pôle animal, le moins riche en vitellus, donne des cellules dont la multiplication est beaucoup plus rapide que la multiplication cellulaire résultant de l'autre blastomère.

BAKER et CARREL (1925), étudiant l'action des lipoides du sérum sur la multiplication cellulaire, concluent «que l'action inhibitrice du sérum sur la prolifération des fibroblastes est due principalement à la présence des lipoides».

LECLOUX (1926) retarde l'apparition des processus cancéreux et précancéreux par l'application locale ou par les injections péritonéales des sels d'acides gras. Les souris traitées par les corps gras présentent un pourcentage de cancers du goudron moins élevé que les souris témoins.

BARTA (1926) constate que les cellules profondes de ses cultures de tissus s'enrichissent en graisse et deviennent des cellules géantes, mais cette dernière qualité est précisément l'expression d'un amoindrissement dans le pouvoir de multiplication cellulaire.

Les divers travaux que nous venons d'examiner, sur l'ontogénèse, la culture des tissus, le développement des cellules cancéreuses, l'apparition de cellules géantes, nous donnent des conclusions concordantes. Quand le matériel nutritif dont peut disposer la cellule se modifie dans le sens d'une augmentation en lipoides ou graisses, une diminution du pouvoir de multiplication cellulaire se manifeste.

Ainsi, l'étude des caractères de sexualisation cytoplasmique nous a conduit à formuler des conclusions analogues à celles qui se dégagent de recherches cytologiques très différentes, portant sur des matériaux dissemblables et faites par des méthodes diverses.

Si, comme nous l'avons proposé plus haut, nous envisageons le problème de la sexualité au point de vue du pouvoir de multiplication cellulaire, nous pouvons considérer la deuxième loi de sexualisation cytoplasmique comme l'expression particulière d'une loi beaucoup plus générale. En comprenant sous la rubrique «matériel nutritif» l'ensemble des réserves intracellulaires et le milieu nutritif dans lequel les cellules sont plongées on peut concevoir pour cette loi l'énoncé ci dessous:

*L'augmentation de la teneur en lipoides et graisses ou la transformation des lipoides en graisses dans le matériel nutritif à la disposition de la cellule, sont en corrélation avec une diminution de son pouvoir de multiplication.*

Quels rapports pouvons nous concevoir entre la première loi, relative au potentiel d'oxydo-réduction, qualité physique du cytoplasme, et la deuxième loi qui exprime un caractère chimique? Comment la transformation des lipoides jusqu'au stade graisse est-elle liée au pouvoir réducteur plus considérable du cytoplasme femelle?

Les lois du métabolisme cellulaire nous permettent de concevoir le rapport suivant entre les deux propositions formulées.

La genèse des graisses aux dépens des hydrates de carbone est un phénomène banal de la vie cellulaire, nous avons d'ailleurs noté son existence chez les Sporozoaires (JOYET-LAVERGNE 1925g). Or, les cellules polarisées dans le sens femelle sont précisément, par la valeur de leur rH intracellulaire, dans des conditions plus favorables que les cellules polarisées dans le sens mâle pour réaliser cette genèse.

Si d'ailleurs, les conditions d'oxydation intracellulaire se trouvent être défavorables pour des raisons différentes de la valeur du potentiel d'oxydo-réduction, par exemple par pénurie d'oxygène, comme cela se trouve réalisé pour les couches profondes dans les cultures de tissus, le même phénomène apparaît et BARTA (1926) nous montre que, dans ses cultures de tissus, les cellules profondes se remplissent de graisse.

Les deux lois sont donc liées l'une à l'autre, mais nos connaissances sur le métabolisme cellulaire sont encore trop peu avancées pour que nous puissions savoir quelle est celle des deux qui domine l'autre. Il est possible que les transformations chimiques (2<sup>ème</sup> loi) ne soient qu'une conséquence des différences d'états physiques (1<sup>ère</sup> loi) mais il est trop tôt pour apporter une affirmation.

Puisque les deux lois de sexualisation cytoplasmique ont entre elles des rapports étroits, il serait naturel de faire pour la première loi une étude comparative analogue à celle que nous venons de faire pour la deuxième. Malheureusement malgré les travaux d'AUBEL et GENEVOIS, d'AUBEL et LÉVY, de RAPKINE et WURMSER, de NEEDHAM, de VELLINGER, de WURMSER, nos connaissances sur le potentiel d'oxydo-réduction intracellulaire sont encore trop peu avancées pour permettre une telle étude.

Il est cependant logique de supposer, étant donné les rapports des deux propositions, que par analogie avec ce qui a été montré pour la loi sur les lipoides et graisses, la première loi pourrait être, elle aussi, envisagée comme l'expression d'une loi beaucoup plus générale. Cette supposition nous suggère l'hypothèse de travail suivante:

La valeur du rH intracellulaire est elle liée au pouvoir de multiplication de la cellule ? ou d'une façon plus précise: la diminution de la valeur du potentiel d'oxydo-réduction de la cellule n'est elle pas corrélative d'une diminution du pouvoir de multiplication cellulaire ?



Nous avons formulé cette hypothèse travail exactement dans les mêmes termes en 1927 (JOYET-LAVERGNE 1927c). Depuis cette époque, dans un travail relatif aux conditions de développement de l'œuf d'Oursin dans ses rapports avec la valeur du rH, RAPKINE (1929) conclut: «On peut donc penser que les processus de divisions sont déterminés par l'établissement d'un potentiel convenable des éléments localisés de la cellule, induisant un métabolisme spécial».

On voit donc que l'intérêt des recherches que nous préconisons est incontestable au point de vue de la Biologie générale. Il se trouve encore largement accru par ce fait que les lumières que ces recherches pourraient apporter sur les causes de la multiplication cellulaire éclaireraient des problèmes dont l'importance pratique est considérable: culture des tissus, cicatrisation des plaies et aussi l'angoissante question des causes et de l'origine du cancer. Ainsi apparaît le lien indéniable qui relie l'étude des phénomènes physico-chimiques de la sexualité aux questions les plus générales et les plus captivantes de la Biologie.

## CHAPITRE IX

# LA DÉMONSTRATION EXPÉRIMENTALE DES LOIS DE SEXUALISATION CYTOPLASMIQUE

1. La carence en vitamine B et la respiration intracellulaire. (a) Le métabolisme. (b) L'énergétique des tissus. (c) La respiration intracellulaire.
2. L'avitaminose B et l'hyperlipémie. 3. Le parallélisme entre les perturbations apportées par l'avitaminose B et les caractères de sexualisation cytoplasmique. 4. Les troubles dans la polarisation sexuelle provoqués par la carence en vitamine B et les prévisions données par les lois de sexualisation cytoplasmique. 5. Conclusions.

Comment peut on concevoir une démonstration expérimentale des deux premières lois de sexualisation cytoplasmique ? Remarquons, tout d'abord, qu'il serait tout à fait illusoire de chercher à simplifier le problème en essayant de trouver pour chaque énoncé une démonstration indépendante. Nous avons montré, en effet, que nos connaissances sur le métabolisme cellulaire permettaient de concevoir des rapports intimes entre les deux énoncés et nous nous sommes demandés si les transformations chimiques (2<sup>ème</sup> loi) n'étaient pas une conséquence des différences d'état physique (1<sup>ère</sup> loi) (JOYET-LAVERGNE, 1927c).

Cette liaison intime qui fait que les deux lois ne sont, peut-être, que deux aspects différents d'un même phénomène nous oblige à ne point chercher à établir des démonstrations distinctes pour chaque énoncé, mais à envisager le problème dans son ensemble.

Une démonstration expérimentale peut se concevoir de la façon suivante: Introduire dans un organisme les modifications du métabolisme exprimées, de façon à le placer dans des conditions nouvelles au point de vue de la polarisation des cellules sexuelles, et voir si le comportement de ses cellules se trouverait modifié dans le sens prévu par les lois.

Si, par exemple, nous pouvions apporter à un organisme les deux modifications suivantes: 1<sup>o</sup> abaissement du rH intracellulaire, 2<sup>o</sup> augmentation du matériel en graisses à la disposition des cellules, nous le placerions dans des conditions nouvelles telles que la polarisation des cellules dans le sens mâle se trouverait fortement gênée.

Il est très difficile d'imaginer par quel procédé expérimental on pourrait introduire les perturbations profondes de la vie cellulaire indiquées ci dessus, mais, il se trouve que l'état de carence en vitamine B entraîne dans l'organisme une série de troubles se rapprochant de ceux que nous aurions précisément désiré pouvoir y apporter: C'est donc d'une étude approfondie des manifestations de l'état d'avitominose B que pourra se dégager la démonstration expérimentale des lois de sexualisation.

## 1. La carence en vitamine B et la respiration intracellulaire

### (a) Le Métabolisme

ABDERHALDEN (1920), nourrissant des pigeons au moyen de riz poli, constate que l'état d'avitominose B ainsi provoqué entraîne une diminution importante des échanges respiratoires. Si on ajoute à la ration alimentaire de ces animaux un peu de levure de bière, qui apporte la vitamine B, on constate que les échanges gazeux remontent.

NOVARO (1920) a fait des recherches calorimétriques sur les pigeons en état d'avitominose B. Dans la première période du régime au riz poli, jusqu'au 13<sup>e</sup> jour, le poids, la température, la quantité de chaleur émise conservent leurs valeurs normales. Ensuite, ces diverses grandeurs diminuent et l'émission de chaleur peut s'abaisser à 50 % de sa valeur primitive, la température s'abaisse un peu et reste au voisinage de 40<sup>d</sup>. Quand on donne des vitamines aux animaux traités, on constate, 24 heures après, une augmentation dans l'émission de chaleur et une élévation de température, toutefois, le poids de l'animal continue à diminuer.

ANDERSON et KULP (1922) obtiennent sur les poulets nourris au moyen de riz poli, par une carence assez prolongée, une série de troubles graves: perte d'appétit, perte de poids, enfin polynévrite. Parallèlement à ces divers symptômes, le métabolisme basal s'abaisse de 40 à 50 %. Lorsque la polynévrite se manifeste, le métabolisme peut-être inférieur à la moitié de sa valeur normale. Si on ajoute à la nourriture d'une poule atteinte de polynévrite

avancée un peu de levure de bière, les symptômes de paralysie disparaissent rapidement et, huit jours après, la production de chaleur est redevenue normale; cependant l'augmentation de poids de l'animal est encore très faible.

Un abaissement du métabolisme de base chez le Rat en état d'avitaminose B a été constaté par ASADA (1923). SAKURAI et KABISHIMA (1923) notent une diminution du métabolisme résultant de la carence en vitamine B et ils peuvent, dans la plupart des cas, ramener les échanges respiratoires à la normale en ajoutant la vitamine à l'alimentation.

FARMER et REDENBAUGH (1925) mesurant le dégagement de chaleur des pigeons en état d'avitaminose B constatent une diminution du métabolisme comme conséquence de la carence et KARTASCHEFFSKY (1926) apporte un résultat analogue par la mesure des échanges gazeux du pigeon. La carence en vitamine B abaisse l'intensité respiratoire de 30 à 50 % et le quotient respiratoire s'abaisse.

CHAOVITCH (1926) montre qu'au cours de l'avitaminose B chez le poulet, il y a abaissement des valeurs des deux caractéristiques du métabolisme. Exprimé par rapport au poids de l'animal, l'abaissement du métabolisme de base est de 40 %, l'abaissement du métabolisme de sommet est bien plus fort et peut atteindre 70 %.

Les résultats obtenus par SKARYNSKA-GUTOWSKA (1928) sont en accord avec les conclusions qui se dégagent des travaux que nous venons d'énumérer. Après l'injection d'extrait de vitamine B, le tracé respiratoire démontre que la fréquence des mouvements respiratoires s'accroît ainsi que leur amplitude. Nous avons vu, plus haut, que divers auteurs avaient constaté le relèvement du métabolisme de base obtenu par adjonction de vitamine à la nourriture des animaux en état de carence, une constatation analogue avait été faite aussi par RAMOINO (1914, 1915, 1916).

Cependant, quelques auteurs ont exprimé une conception différente de celle qui ressort de toutes les publications étudiées ci dessus. GULICK (1924), étudiant l'avitaminose B chez le rat, DEUEL et WEISS (1924) étudiant la carence en vitamine B chez le chien, le rat, et le poulet pensent que la chute de métabolisme constatée doit être envisagée comme une conséquence de la perte graduelle de poids.

Nous ne croyons pas que l'opinion de ces auteurs puisse infirmer les conclusions concordantes exprimées plus haut. En effet, NOVARO (1920), ANDERSON et KULP (1922) constatent un relèvement du métabolisme basal après introduction de vitamine B dans la ration de l'animal carencé, alors que le poids de l'animal reste stationnaire ou même continue à diminuer. D'autre part, CIAJA et MALES (1926) montrent que, dans l'inanition, le métabolisme de sommet reste stationnaire, or, nous avons vu que, dans l'avitaminose B, cette grandeur subit une diminution considérable pouvant atteindre 70 % (CHAHOVITCH). Il y a donc une différence profonde au point de vue des modifications du métabolisme entre l'inanition et l'avitaminose et la conception de GULICK, DEUEL et WEISS ne nous paraît pas justifiée.

De l'ensemble des recherches que nous venons d'exposer nous pouvons conclure que l'absence de vitamine B dans l'alimentation entraîne comme conséquence une diminution du métabolisme.

#### (b) L'Energétique des tissus

La diminution du métabolisme qui résulte de l'avitaminose B est elle une conséquence de modifications dans les réactions énergétiques des tissus et quelles sont ces modifications ? L'étude du quotient respiratoire des animaux carencés devrait nous apporter des renseignements précieux à ce sujet : malheureusement, le problème est assez complexe et les résultats parfois contradictoires. La plupart des auteurs constatent que le quotient respiratoire est moins élevé chez les animaux en état de carence que dans les types normaux, mais ce quotient varie suivant les phases de la maladie. MAGNE et SIMONNET (1922) ont étudié le quotient respiratoire d'un pigeon depuis le début de la période de carence jusqu'à la mort de l'animal, le chiffre du début était 0,75 et le dernier jour, il fut de 0,71. Les chiffres de 0,60 et 0,65 indiqués par RAMOIXO se constatent rarement et correspondent à des variations qu'on peut rencontrer chez l'animal normal. Le quotient respiratoire du pigeon atteint de polynévrite ressemble à celui d'un animal en état de jeûne. Cette conclusion est en accord avec les travaux de GULIK (1922) et de MATILL (1923). Il est donc probable que la faible valeur du quotient respiratoire chez les animaux carencés est en partie causée par les troubles de la digestion.



Cependant, on peut montrer qu'à cette insuffisance dans la digestion vient se joindre une cause plus profonde, qui a pour origine la perturbation des phénomènes énergétiques des tissus. Si, en effet, on fait des injections intraveineuses de glucose à divers pigeons: type normal, type à jeûn et type carencé, on constate que le type en état d'avitaminose B se comporte très différemment des deux autres, son quotient respiratoire ne s'élève pas (MAGNE et SIMONNET 1922). Nous devons donc en conclure que les conditions du métabolisme énergétique sont modifiées et que, chez le pigeon en état de carence, les cellules manifestent une certaine impuissance à consommer le glucose.

Effectivement, les recherches de BRADDON et COOPER (1914) les travaux de M<sup>me</sup> RANDOIN et SIMONNET ont montré cette incapacité et établi la notion d'un rapport quantitatif nécessaire entre les glucides et le facteur B. En l'absence de vitamine B, l'organisme est incapable d'utiliser normalement les glucides digérés et absorbés et il importe de tenir compte du rapport nécessaire  $\frac{\text{vitamine B}}{\text{glucides absorbés}}$  dans l'application du principe de l'isodynamie (RANDOIN et SIMONNET 1924).

La consommation des glucides par les tissus n'étant qu'imparfaitement assurée, le métabolisme du carbone sera changé. Si l'amointrissement du pouvoir de consommation des glucides est dû à une insuffisance dans le mécanisme d'oxydation, on verra apparaître, à côté du carbone qui, totalement oxydé, est éliminé par les poumons à l'état de CO<sup>2</sup>, une autre fraction importante du carbone, qui, n'ayant pu subir l'oxydation totale, sera éliminée par les urines.

Les travaux de WARBURG ont démontré que la formation d'acide lactique est une des étapes de l'oxydation du glucose dans la cellule. ROSENWALD (1926) constate que le chien, en état d'avitaminose B, présente une augmentation de l'acide lactique dans l'urine. Cette substance ne constituant d'ailleurs qu'une partie du carbone incomplètement oxydé, anormal, de l'urine.

Une élimination du carbone urinaire ne prend une signification pathologique que si elle n'est pas accompagnée de l'azoturie. L'étude du rapport  $\frac{C}{N}$  permettra donc de déceler la dyscarbonurie ou élimination urinaire d'un carbone inoxydé. Les travaux de

BICKEL (1924, 1925), de SHINODA (1924), de SCHIMIZU (1924), de KAUFFMAN-COSLA (1926), de ROCHE (1928) montrent que ce rapport  $\frac{C}{N}$  s'élève pendant l'avitaminose. ROCHE (1929), établit d'ailleurs à ce sujet la différence profonde qui existe entre l'inanition et l'avitaminose B. TUROBINSKI (1928) a repris l'étude de la question de l'élimination du carbone dans l'avitaminose en apportant quelques précisions expérimentales nouvelles, il confirme les résultats de ses devanciers: Une partie importante du carbone n'est plus éliminée à l'état de  $CO_2$  mais passe dans l'urine.

Ainsi, dans l'état de carence en vitamine B, l'insuffisance d'oxydation des tissus vis à vis du matériel glucide semble nettement établie.

### (c) La respiration intracellulaire

Est il possible de constater directement la diminution du pouvoir d'oxydation des tissus suggérée par les travaux étudiés ci dessus? ABDERHALDEN et SCHMIDT (1920), ABDERHALDEN et WERTHEIMER (1921), ABDERHALDEN et GELLHORN (1922) ont fait diverses mesures sur la respiration in vitro de tissus semblables pris soit à des types normaux soit à des types carencés. Leurs résultats montrent que la consommation d'oxygène se trouve toujours nettement plus faible pour les tissus des animaux en état de carence que pour ceux des types normaux. La diminution de consommation est importante. Chez le Pigeon, le nombre de centimètres cubes d'oxygène consommés, par gramme de tissu et par heure, subit les chutes suivantes: il passe de 3,74 à 2,65 pour le foie, de 5,26 à 1,76 pour le muscle pectoral, de 2,46 à 0,71 pour le cerveau.

D'après les mesures de respiration in vitro de HESS (1921), le pouvoir d'oxydation des tissus, ainsi diminué par la carence, se relève quand on ajoute de la levure à l'alimentation. L'auteur a, en outre, cherché à reproduire les accidents de l'avitaminose par l'action d'un toxique qui diminue les oxydations cellulaires. Il trouve une similitude remarquable entre les symptômes déterminés par l'intoxication au moyen de l'acide cyanhydrique et ceux qui se manifestent dans la maladie du bérubéri, maladie qui est due à une carence en vitamine B.

ROHR (1923) mesure la respiration in vitro des tissus du cobaye; rein, foie, cerveau, muscle. Il apprécie la teneur en vitamine B de ces divers tissus en se servant du pigeon comme réactif

et conclut que la grandeur de respiration des tissus varie dans le même sens que leur teneur en vitamine B.

Si, comme le montrent ces divers travaux, l'état d'avitaminose B entraîne une diminution du pouvoir d'oxydation des cellules, les animaux carencés seront particulièrement sensibles à un poison qui diminue le pouvoir oxydant de leurs tissus; ils seront, au contraire, moins sensibles que les types normaux à l'action d'une substance qui augmente l'intensité des oxydations. Ces constatations ont été faites. HESS (1921, 1922, 1923) a montré que les pigeons carencés sont beaucoup plus sensibles à l'intoxication cyanhydrique que les pigeons normaux. Inversement, RANDOIN et SIMONNET (1925) constatent que si on intoxique des pigeons avec une substance qui, comme le dinitrophénol, accélère les combustions, les types carencés résistent mieux que les pigeons normaux.

ROELLI (1923) déduit de ses recherches l'hypothèse suivante: les troubles de la carence en vitamine B sont dus à l'absence de l'un des facteurs de la respiration cellulaire. Ce facteur peut-être extrait facilement par l'eau.

Une assez longue discussion s'est élevée entre HESS d'une part, ABDERHALDEN et WERTHEIMER d'autre part, elle porte sur l'interprétation des analogies constatées par HESS entre les manifestations du bérubéri et les symptômes de l'intoxication cyanhydrique. Mais les résultats généraux indiqués ci dessus ne sont pas touchés par cette polémique. Les chercheurs des deux écoles sont d'accord pour reconnaître la diminution du pouvoir d'oxydation cellulaire qui se manifeste dans l'état d'avitaminose B.

ROCHE (1925a, b) est opposé à cette conclusion. Cet auteur a étudié la respiration *in vitro* de divers tissus du Pigeon: muscle, foie, cerveau. Il conclut de ses recherches que la respiration *in vitro* des tissus d'animaux avitominosés est comparable à celle des tissus homologues d'animaux normaux. DRUMMOND et MARRIAN (1926) confirment l'opinion de ROCHE. L'activité d'oxydation des tissus (muscles et foie des Rats et des Pigeons) n'est pas réduite par l'avitaminose B; c'est seulement pendant la dernière phase de la période de carence que se manifeste une chute dans la consommation d'oxygène.

Une nouvelle question se pose au sujet du pouvoir oxydant des tissus. Les phénomènes de respiration intracellulaire ne sont

pas toujours liés à la présence d'oxygène libre, ils sont fréquemment du type d'une réaction couplée d'oxydo-réduction. Le trouble du mécanisme de la respiration cellulaire pourrait donc se manifester sur la phase réduction. ABDERHALDEN et WERTHEIMER (1923) ont trouvé, par la méthode du dosage, que les tissus des Pigeons normaux et carencés ont une teneur analogue en cystine, tandis que la méthode colorimétrique démontre, au contraire, une teneur en cystéine nettement plus faible chez les Pigeons carencés. SULLIVAN (1925) a également indiqué des faits analogues. D'autre part, le muscle du Pigeon carencé ne réduit pas la cystine alors que le muscle du Pigeon normal opère cette réduction. Si cependant on ajoute un peu de levure au muscle carencé il devient capable de réduire la cystine, alors que la levure seule ne réalise pas cette réduction. Pour ABDERHALDEN et WERTHEIMER (1923) les modifications des réactions de respiration intracellulaire dans l'avitaminose portent sur les phénomènes de réduction.

La diminution de la capacité de respiration de la cellule pourra ainsi se traduire par un affaiblissement du pouvoir réducteur des tissus. Les recherches de HESS, de HESS et MESSERLE (1922) montrent, effectivement, que la quantité de métadinitrobenzol réduite par les tissus d'animaux carencés est nettement inférieure à celle obtenue avec les tissus analogues d'animaux normaux. AHLGREEN (1923), ST. DRAGANESCO et AL. DRAGANESCO (1925) trouvent que pour réduire la même quantité de bleu de méthylène, les tissus du Pigeon carencé mettent plus longtemps que ceux du Pigeon normal. DRUMMOND et MARRIAN (1926) ne trouvent pas de différences.

YAOI (1928) a repris cette étude des différences entre les pouvoirs réducteurs des tissus normaux et carencés et s'appuyant sur les résultats de JOYET-LAVERGNE (1927), relatifs aux rapports entre le rH intracellulaire et la teneur en glutathion, l'auteur cherche à établir une différence entre la teneur en glutathion des muscles carencés ou normaux. Les dosages quantitatifs du glutathion montrent une différence très faible, mais les résultats concernant l'action de réduction sur le bleu de méthylène confirment ceux de AHLGREEN et de DRAGANESCO.

D'autre part, en ce qui concerne le glutathion, RANDOIN et FABRE (1927) montrent que dans le Pigeon privé de vitamine B, il n'y a aucun changement notable au début, mais, d'une façon

générale, il y a une importante diminution de la teneur en glutathion des muscles squelettiques et du muscle cardiaque lorsque les animaux commencent à présenter de graves symptômes. Au cours de la deuxième période de l'avitaminose, la teneur en glutathion des muscles squelettiques tombe à 18<sup>mg</sup>,4 en moyenne et même à 13<sup>mg</sup>,9 et 9<sup>mg</sup>,9 en période de crise, alors que la moyenne trouvée dans le muscle normal est de 26<sup>mg</sup>.

Dans l'état de carence en vitamine B, l'organisme possède à sa disposition une quantité suffisante de substances oxydables. Si les animaux s'alimentent suffisamment ou sont alimentés par gavage, ils peuvent, jusqu'au moment des crises, et même pendant les crises, faire des réserves grasses (TERROINE et BARTHÉLÉMY 1922b) et des réserves hydrocarbonées (MAGNE et SIMONNET 1922, RANDOIN et LELESZ 1925). D'autre part, ABDERHALDEN a montré que les tissus possèdent une quantité suffisante d'oxygène car les combustions ne deviennent pas plus complètes chez l'animal carencé qui respire dans une atmosphère d'oxygène.

Ainsi, les insuffisances d'oxydation constatées dans l'avitaminose B ne peuvent se rattacher ni à une pénurie de matériaux oxydables, ni à une insuffisance de la quantité d'oxygène, elles sont une conséquence directe de l'amoindrissement du pouvoir oxydant des cellules. Nous serions tentés de dire, en rapprochant les résultats des auteurs cités à propos des réactions d'oxydo-réduction, que cet amoindrissement est lié à une modification de la valeur du rH intracellulaire, toutefois nous n'avons pas encore la démonstration de cette modification.

De l'ensemble des recherches que nous venons d'examiner, tant sur les variations du métabolisme, que sur le mécanisme des réactions énergétiques des tissus et sur les manifestations de la respiration intracellulaire, se dégage la conclusion qu'il y a, dans un organisme en état d'avitaminose B, une diminution de la capacité d'oxydation des tissus.

## 2. L'avitaminose B et l'hyperlipémie

Quand on étudie les troubles du métabolisme des diverses catégories d'aliments organiques chez un animal en état de carence pour la vitamine B, on constate, d'après les travaux de KARR (1920) sur le Chien, de ANDERSON et KULP (1922) sur le Pigeon, que l'absence du facteur B ne modifie pas l'utilisation des matières azotées. L'utilisation des hydrates de carbone ou glucides est



profondément troublée comme nous l'avons indiqué plus haut. Quant aux matières grasses (lipides), elles subissent une certaine perturbation dans leur métabolisme, perturbation dont l'étude du sang des animaux avitominosés nous donnera des preuves par l'apparition de l'hyperlipémie.

TERROINE et BARTHÉLÉMY (1922a, b) ont fait l'étude comparée de la teneur totale en corps gras des animaux inanitiés et de ceux qui meurent d'avitominose. Ces auteurs ont constaté que si les animaux qui meurent d'avitominose ont une teneur en corps gras très variable, elle est cependant toujours supérieure à celle qui caractérise la mort par inanition. L'organisme de l'animal carencé possède encore d'abondantes réserves de matières grasses lorsque les crises de polynévrite apparaissent. On a ainsi une preuve que ce n'est pas l'inanition qui détermine la mort dans l'avitominose.

Nous allons étudier quelles sont les répercussions du trouble du métabolisme des graisses et lipoides dans la composition du sang. Tous les auteurs sont d'accord pour reconnaître l'existence d'une hyperlipémie et d'une hypercholestérinémie comme conséquences de l'avitominose B.

OGATA et divers collaborateurs 1921 et 1922 (Jap. med. Wochenschr.) constatent l'augmentation de la teneur en graisse du sang des Pigeons nourris au moyen du riz poli. NISHIKATA (1921) sur le sang du Chien conclut à une augmentation des acides gras et de la lécithine dans le sang des animaux en état d'avitominose.

CIACCIO et JEMMA (1921), PALLADIN et KUDRJAWZEWA (1924) constatent que l'avitominose provoque une augmentation des graisses du sang.

LAWACZECK (1923) trouve que dans la maladie du bérubéri du Pigeon, causée par l'avitominose B, il y a régulièrement augmentation de cholestérine dans les muscles du squelette et dans le sang.

COLLAZO et BOSCH (1923) ont suivi les diverses étapes de l'avitominose B chez le Cobaye depuis le début du régime jusqu'à la mort de l'animal. Ils ont établi les courbes de la teneur du sang en graisses et en cholestérine; les changements de ces substances suivent des marches parallèles. Il y a une très légère diminution de la teneur en graisses pendant les premiers jours du régime, mais, dès le 1<sup>er</sup> jour, la teneur en graisse du sang dépasse la normale,

puis elle augmente graduellement au cours de l'évolution de la maladie pour atteindre son maximum 6 jours avant la mort de l'animal. Il y a alors une diminution graduelle de la teneur en graisses du sang; cependant, malgré cette diminution, le taux de graisse dans le sang reste encore supérieur à la normale quand la mort de l'animal survient. La teneur en phosphatides du sang subit peu de changement.

ASADA (1923b) a fait une étude comparée de la teneur du sang en graisses neutres, graisses totales, cholestérine, éthers de la cholestérine, chez des Rats placés dans les conditions normales, ou privés de nourriture ou encore en état d'avitominose. Les résultats qu'il a obtenus sont en accord avec ceux de COLLAZO et BOSCH.

Dans quelle partie du sang se manifeste cette lipémie si généralement constatée par les auteurs, telle est la question que se propose de résoudre IWATZURU (1925). L'auteur a fait l'étude de la répartition des graisses et lipoides dans le sang du Lapin en état d'avitominose B. Le sang du Lapin carencé présente une augmentation de la teneur en graisse. Dans les globules, la teneur en graisses, lipoides, cholestérine, phosphatides, somme des acides gras, n'est pas très différente de la normale. Mais un changement remarquable apparaît dans la composition du sérum. Sous l'influence de l'avitominose B, la teneur en graisses et lipoides du sérum peut atteindre trois fois sa valeur normale. La lécithine et les acides gras ont une teneur de 1,5 fois la valeur normale. Une certaine diminution de ces proportions se manifeste pendant la dernière étape de la maladie.

Ainsi, tous les expérimentateurs qui ont étudié la composition du sang de diverses espèces d'animaux en état de carence en vitamine B ont trouvé une augmentation de la teneur en graisses et lipoides du sang. Signalons toutefois une exception: OXOHARA (1925) étudiant deux chiens en état d'avitominose n'a point constaté chez eux d'hyperlipémie.

L'étude de la lipurie va venir confirmer les conclusions concordantes qui se dégagent de la très grande majorité des travaux que nous avons étudiés. COLLAZO et MUNILLA (1928) ont étudié la lipurie du Chien en état d'avitominose B. Ces auteurs constatent que chez le Chien adulte, soumis à un régime chimique et énergétique suffisant mais privé de vitamine, il apparaît une lipurie progressive atteignant 29.96 % et déclinant lentement jusqu'à la mort de

l'animal. A ce moment, la teneur en graisses de l'urine est encore plus élevée qu'à l'état normal. Ainsi les variations de la teneur en graisses de l'urine suivent des fluctuations parallèles à celles établies, pour diverses espèces, dans la teneur en graisses du sang, au cours de l'évolution de la maladie de carence. On sait que, dans l'avitominose, il n'y a pas de néphrite lipoïdique, la lipurie est donc une conséquence directe de la carence en vitamine B, elle est en relation étroite avec la lipémie.

Des divers résultats concordants que nous venons de décrire, nous pouvons conclure que l'existence d'une augmentation de la teneur en lipoides et graisses du sang et, d'une façon précise, du sérum sanguin, constitue une des conséquences directes de l'avitominose B.

### 3. Le parallélisme entre les perturbations apportées par l'avitominose B et les caractères de sexualisation cytoplasmique

Malgré les très nombreuses publications faites au cours de ces dernières années sur les manifestations de la carence en vitamine B, il est assez difficile de préciser les lois générales de l'avitominose. Il apparaît toutefois que, des diverses études que nous venons d'examiner se dégagent quelques uns des caractères portant sur les troubles du métabolisme causés par l'état d'avitominose. Nous grouperons ces caractères en trois catégories: 1<sup>o</sup> il y a diminution du métabolisme, 2<sup>o</sup> le pouvoir oxydant des tissus a diminué, 3<sup>o</sup> la teneur du sang en graisses et lipoides a augmenté.

Cette association n'est pas purement fortuite et les trois catégories de faits ne sont pas sans rapport. La diminution du métabolisme de base paraît très directement liée à la diminution du pouvoir oxydant des tissus dont elle serait une conséquence, quant à l'hyperlipémie elle constitue une des manifestations de la perturbation qui se manifeste dans l'utilisation des aliments, perturbation qui semble liée au trouble des oxydo-réductions intracellulaires.

Les trois qualités de l'état d'avitominose B expriment très probablement trois manifestations différentes d'une même perturbation dans le métabolisme des tissus et il serait très désirable que des recherches nouvelles permettent de préciser les rapports intimes qui existent entre ces diverses qualités.

Considérons maintenant les différences qui ont été établies entre le métabolisme des deux sexes; nous retrouvons parmi ces

caractères différentiels les trois qualités que nous venons d'énumérer, et ces trois qualités se trouvent associées pour différencier un sexe de l'autre: 1<sup>o</sup> le métabolisme de l'organisme femelle est inférieur à celui de l'organisme mâle (JOYET-LAVERGNE 1929c), 2<sup>o</sup> le pouvoir d'oxydation des tissus de l'organisme femelle semble parfois inférieur à celui des tissus de l'organisme mâle, 3<sup>o</sup> dans une espèce, le sang de l'organisme femelle est plus riche en graisses que celui de l'organisme mâle. (GORUP-BESANEZ 1878, GETTLER et BAKER 1916, pour l'homme, LAWRENCE et RIDDLE 1916, WARNER et EDMOND 1917, chez les oiseaux; SMITH 1911, chez les crustacés.)

Ainsi, parmi les caractères qui, dans une espèce, différencient les sexes se trouvent précisément associées, dans le sexe femelle, les trois qualités dont la carence en vitamine B peut provoquer l'apparition. Il en résulte que l'organisme mâle et l'organisme femelle d'une espèce ne doivent pas se trouver dans une situation identique vis à vis des effets de l'avitaminose B.

Nous trouvons bien dans le travail de MC CARRISON (1919) sur l'évolution des signes de l'avitaminose du Pigeon une durée d'incubation moyenne de 62 jours pour le mâle alors que l'incubation moyenne chez la femelle dure 73 jours; mais, comme cet écart entre les deux sexes disparaît chez les Pigeons soumis au gavage, nous ne pouvons pas lui attribuer une signification précise.

D'une façon générale, dans les nombreux renseignements apportés par les auteurs sur la durée d'incubation de la maladie de carence chez les divers animaux, nous trouvons des chiffres qui varient suivant l'espèce, suivant l'âge, suivant les régimes utilisés et suivant les auteurs, mais nous n'avons aucune indication relative à une différence en rapport avec le sexe. Peut-être, les auteurs n'ont ils pas suffisamment arrêté leur attention sur l'importance que peut avoir le facteur sexualité dans l'étude des phénomènes d'avitaminose. Il serait désirable que, désormais, cet oubli soit réparé. Nous avons constaté, d'ailleurs, que dans leurs publications récentes M<sup>mes</sup> RANDOIN et MICHAUX ont pris soin d'indiquer le sexe des animaux soumis aux expériences.

Il y a cependant quelques auteurs qui se sont préoccupés des rapports entre la vitamine B et la sexualité. MITCHELL et CARMAN (1926) augmentent la dose alimentaire en vitamine B chez le Rat. Cette augmentation, quoique considérable par rapport

à la dose minima nécessaire, n'apporte aucun changement appréciable dans le métabolisme de l'un et l'autre sexe.

Les expériences dans lesquelles la teneur en vitamine B de la ration a été diminuée apportent des résultats plus intéressants. OSBORNE et MENDEL (1922) constatent que, quand on diminue la teneur en vitamine B dans une ration, la croissance du Rat mâle est plus affectée que celle du Rat femelle. HARTWELL (1925) conclut de ses expériences, sur les Rats, que les mâles demandent pour leur croissance une plus grande quantité de vitamine B.

Ces résultats sont en accord avec ceux de MC CARRISON, ils confirment nos prévisions: l'absence de vitamine B est plus préjudiciable au mâle qu'à la femelle. Cette constatation nous fait apparaître un des aspects des différences de métabolisme qui existent entre l'un et l'autre sexe. La différence de nutrition qui n'est pas toujours appréciable pour nous, dans les conditions normales de la ration alimentaire, apparaît ici lorsqu'un des éléments de cette ration se trouve être insuffisant.

Nous allons reprendre la comparaison entre les conditions nouvelles créées par l'avitaminose B dans le mécanisme du métabolisme et les données apportées par la sexualisation cytoplasmique. Cette comparaison nous permettra un examen plus approfondi de la question et nous donnera des résultats plus précis.

L'étude de la sexualisation cytoplasmique nous a amené à considérer non seulement les différences sexuelles entre deux organismes mais aussi la polarisation des cellules vers un sexe déterminé. Nous avons noté que les cellules polarisées vers le sexe femelle ont un rH inférieur, c'est à dire un pouvoir oxydant inférieur à celui des cellules polarisées dans le sens mâle et aussi que les cellules polarisées dans le sens femelle ont à leur disposition des réserves de graisses plus abondantes que celles dont disposent les cellules polarisées dans le sens mâle (JOYET-LAVERGNE 1924 à 1928).

Si donc, nous pouvons modifier les conditions du métabolisme des tissus d'un organisme, de telle façon que le pouvoir d'oxydation de ses cellules se trouve diminué et que d'autre part, le milieu dans lequel les cellules puisent leur nourriture, c'est à dire le sang, se trouve enrichi en lipoides et graisses, nous aurons placé cet organisme dans des conditions nouvelles telles que, parmi ses cellules, celles qui sont polarisées vers le sexe mâle auront le plus fortement et le plus rapidement à souffrir des perturbations indiquées.



Or, les troubles apportés par l'avitaminose B réalisent précisément, dans un organisme, les deux catégories de modifications que nous venons d'indiquer. Nous devons donc étudier quelles sont les conséquences de l'avitaminose sur le développement et le fonctionnement des divers tissus de l'organisme et, en particulier si, conformément à nos prévisions, les cellules polarisées vers le sens mâle ne sont pas plus spécialement et plus profondément atteintes que toutes les autres.

#### 4. Les troubles dans la polarisation sexuelle provoqués par la carence en vitamine B et les prévisions données par les lois de sexualisation cytoplasmique

L'atrophie du testicule dans les régimes carencés a d'abord été observée par HATAL, puis par un grand nombre d'auteurs, dans la carence en vitamine B.

WILKINS et DUTCHER (1920) comparent deux lots de jeunes coqs du même âge. l'un des lots est nourri avec du riz décortiqué, l'autre avec du riz ordinaire et un peu de trèfle. Au 30<sup>e</sup> jour du régime, les animaux privés de vitamine B présentent des testicules atrophiés et cependant le poids total du corps n'a pas diminué.

En 1921, DUTCHER et WILKINS reprennent leurs expériences et montrent qu'il suffit d'introduire un peu de vitamine B, sous forme d'alfalfa, à la nourriture au riz décortiqué, pour empêcher l'atrophie des testicules; que d'ailleurs, si cette atrophie avait déjà été réalisée, l'introduction de la vitamine dans le régime alimentaire provoquait une augmentation de poids des testicules.

La diminution considérable du poids des testicules provoquée par la carence en vitamine B a été constatée par tous les auteurs qui ont étudié cette question et le tableau ci dessous tiré de RANDOIN et SIMONNET (1927 p. 266) donnera une idée de l'importance de cette atrophie:

Espèce	Régime	Poids absolu	Poids par Kgr. d'animal	Expérimentateurs
Pigeon . .	naturel	1,355	4,643	MC CARRISON
—	riz	0,119	0,401	—
Coq . . . .	naturel	1,050	1,909	FINDLAY
—	riz	0,510	0,734	—

Espèce	Régime	Poids absolu	Poids par Kgr. d'animal	Expérimentateurs
Coq . . . .	naturel	2,820	3,544	SOUBA
—	art. complet	2,292	2,964	—
—	art. carencé	0,358	0,568	—
—	art. complet	0,566	1,769	GOTTA
Pigeon . .	naturel	1,313	4,380	—
—	art. carencé	0,117	0,426	—

Les derniers chiffres, qui se rapportent aux animaux recevant un régime artificiel, sont particulièrement intéressants car ils prouvent que l'atrophie est bien causée par l'absence de la vitamine B. Le régime du riz peut, en effet, comporter d'autres carences.

Si maintenant nous comparons cette régression avec ce qui se passe pour les autres tissus de l'organisme, nous constatons, avec SOUBA (1923), qu'une nourriture, normale à tous les autres points de vue, mais contenant une quantité insuffisante de vitamine B, produit chez le jeune Coq une diminution des dimensions et du poids des organes dans l'ordre suivant : testicules, rate, cœur, foie, rein, poumons et thyroïde. Le poids de la surrénale, au contraire, calculé par Kilogramme d'animal, augmente. Les testicules sont les organes les plus atteints et présentent une atrophie définitive.

Des conclusions analogues se dégagent du travail de LOMBA (1923). L'auteur a nourri deux lots de Pigeons adultes, l'un avec un régime artificiel complet, l'autre avec la même alimentation privée de facteur B. Les animaux sont sacrifiés les uns après les autres à intervalles rapprochés. On pèse les organes en rapportant le poids obtenu au poids total initial de l'animal. Les animaux témoins donnent le poids moyen normal de l'organe. On peut, grâce à ce poids moyen, calculer, pour chaque organe de l'animal carencé, le pourcentage d'augmentation ou le pourcentage de diminution aux diverses étapes de la maladie. Ces divers pourcentages permettent d'établir les courbes des variations pondérales des divers organes au cours des phases de l'avitominose B.

LOMBA peut ainsi suivre les variations des organes dès le début du régime ce qui lui permet de distinguer 4 périodes

au cours de l'évolution de la maladie. Au cours de ces diverses périodes on constate les faits suivants :

1<sup>o</sup> le cœur, les reins, le cerveau subissent des variations très faibles,

2<sup>o</sup> le foie, après quelques oscillations faibles, baisse de poids,

3<sup>o</sup> le pancréas augmente puis diminue progressivement,

4<sup>o</sup> le thymus augmente légèrement puis s'atrophie fortement,

5<sup>o</sup> la rate, la thyroïde augmentent notablement, puis diminuent,

6<sup>o</sup> les surrénales varient en sens inverse des autres organes, elles diminuent d'abord puis s'hypertrophient ensuite fortement,

7<sup>o</sup> les testicules s'hypertrophient d'abord très légèrement, mais bientôt après, *ils subissent une atrophie considérable.*

Si maintenant nous considérons ce qui se passe chez les organismes femelles nous voyons bien que l'ovaire subit une réduction de poids par l'avitaminose B. d'après FUNK et DOUGLAS (1914), Mc CARRISON (1919b) et FINDLAY (1921). Mais cette diminution est proportionnellement beaucoup moins importante que celle éprouvée par le testicule.

Après ces diverses recherches, aucun doute ne peut exister sur l'atrophie considérable du testicule provoquée par l'état de carence en vitamine B. Sauf l'exception du thymus signalée par LOMBA, le testicule se présente comme étant, de tous les tissus de l'organisme, celui qui, de beaucoup, est le plus fortement et le plus rapidement frappé dans l'avitaminose B.

Si la perte de poids d'un organe est un signe de son atrophie, elle n'est cependant pas la preuve définitive de son amoindrissement fonctionnel. Seul l'examen histologique nous donnera des renseignements précis sur la perturbation que cause la carence dans l'évolution des cellules polarisées vers le sens mâle. De nombreux auteurs ont étudié les phénomènes histologiques de dégénérescence qui se produisent dans le testicule des animaux en état d'avitaminose B. Les résultats qu'ils ont obtenus sont concordants.

FUNK et DOUGLAS (1914) montrent que chez le Pigeon atteint de polynévrite, le volume du testicule diminue, le diamètre des tubes séminifères se réduit et la genèse des spermatozoïdes est profondément troublée. DRUMMOND (1918) a

constaté des modifications histologiques de même nature dans le testicule des Rats privés de vitamine B.

HOULBERT (1919), montre que, chez le Poulet, la carence en vitamine entraîne immédiatement un arrêt des divisions et des métamorphoses cellulaires dans les tubes séminaux. Les cellules interstitielles subissent une infiltration pigmentaire. L'addition de vitamine exerce sur la glande germinative une action considérable et provoque la reprise des processus spermatogénétiques.

ALLEN (1919), MC CARLISSEN (1919, 1921), MEYERSTEIN (1922), GOTTA (1923) ont apporté des résultats concordants que nous pouvons résumer de la façon suivante: D'une façon générale, dans l'atrophie du testicule causée par l'avitaminose B, il y a un arrêt de la spermatogénèse, le diamètre des tubes séminifères diminue, l'épithélium subit une régression et cesse d'élaborer des spermatozoïdes. Un trouble profond apparaît dans la différenciation de la lignée germinale et, très souvent, on ne peut plus distinguer les spermatogonies des spermato-cytes.

Les cellules interstitielles sont au contraire plus nombreuses, le tissu conjonctif est plus développé que dans le testicule normal. Ainsi, ce sont bien les éléments de la lignée germinale qui se trouvent spécialement et particulièrement frappés.

PORTIER (1920) qui a étudié les modifications histologiques du testicule du Pigeon en état d'avitaminose B, dans la saison d'été et dans la saison d'hiver, a, en outre, constaté que l'arrêt dans le fonctionnement de la glande et les phénomènes d'involution qui aboutissent au ralentissement puis à l'arrêt de la spermatogénèse sont des phénomènes réversibles. Si, en effet, on donne à l'oiseau qui va succomber sous les effets de l'avitaminose, une nourriture avec des graines complètes et crues, les organes reprennent progressivement leur volume habituel et leur structure normale.

Les phénomènes de dégénérescence qui frappent spécialement les cellules germinales mâles sont donc bien une conséquence directe de l'avitaminose et non le résultat de l'inanition. Les troubles causés par ce dernier état se présentent d'ailleurs avec une tout autre allure comme le montrent les expériences de SWINGLE (1917) sur les larves de Grenouille, de JACKSON (1915), de JACKSON et STEWARD (1920) sur les Rats, de KOPECK

(1922) sur les Chenilles: dans les phénomènes d'inanition, le tissu germinal est souvent sauvé et, contrairement à ce qui se passe dans l'avitaminose, ici, les cellules germinales mâles ne sont pas parmi les premières cellules frappées.

Les recherches de PARKES et DRUMMOND (1925), en confirmant les résultats exposés plus haut, nous apportent des précisions nouvelles. Dans leur étude, les auteurs ont envisagé le problème, aux points de vue histologique et physiologique, en réalisant des rations alimentaires où la teneur en vitamine B se trouve graduellement augmentée.

Des séries de Rats sont nourries dans les conditions suivantes: Les rations préparées sont entièrement privées de vitamine B, mais, pour diverses séries, on ajoute la vitamine B à la ration type en y incorporant des quantités croissantes de levure de bière, soit 1 %, 2 %, 3 % et 4 %. On a ainsi 5 types d'élevage et un élevage normal.

L'examen des coupes histologiques des testicules montre que la dégénérescence des cellules germinales est d'autant plus profonde que la carence en vitamine B a été plus forte et que sa durée a été plus longue; assez faible pour les séries dont la ration comporte une proportion de 2 % de levure, cette dégénérescence est nette avec des rations ne contenant que 1 %, elle est très profonde dans la série totalement privée de vitamine. Le tissu interstitiel est au contraire le siège d'une hypertrophie. La dégénérescence des cellules polarisées dans le sens mâle nous apparaît ici très nettement comme une conséquence directe et graduelle de l'appauvrissement de la ration en vitamine B.

L'étude des variations du pouvoir fécondant est en accord avec le résultat de l'étude histologique. Le pouvoir fécondant des spermatozoïdes diminue par la carence, cette diminution est en corrélation directe avec le degré de déficience. Les spermatozoïdes d'un animal carencé n'ont déjà plus, dès le début de la carence, ni la vigueur, ni la mobilité normale, alors qu'aucun des symptômes du bérubéri n'a encore apparu. On sait, qu'au contraire, la simple inanition ne diminue pas le pouvoir fécondant des spermatozoïdes (КОРЕС, 1922).

En outre, la carence en vitamine B entraîne une modification dans la descendance, le nombre des mâles diminue. Cette diminution du nombre des mâles est en relation directe avec le degré de la carence; elle est d'autant plus marquée que la



déficience elle même est plus forte et que sa durée est plus grande. Les conceptions avec des mâles qui sont aux derniers stades d'une avitaminose B, ne comportant que 1 % de levure, donnent près de deux femelles pour un mâle.

### 5. Conclusions

Les résultats des diverses recherches anatomiques, histologiques et physiologiques concordent d'une façon remarquable pour démontrer que dans l'état de carence en vitamine B, parmi les divers tissus de l'organisme, ce sont les cellules polarisées dans le sens mâle qui sont les premières et les plus fortement frappées.

Mais, cette constatation est précisément celle que nous avons pu déduire logiquement de la comparaison faite plus haut entre les conditions nouvelles, créées dans le métabolisme d'un organisme par l'état d'avitaminose B, et les conditions, qui, d'après les lois de sexualisation cytoplasmique, se trouvent réalisées pour la polarisation des cellules vers l'un ou l'autre sexe.

L'étude comparative que nous venons de faire apporte donc une démonstration expérimentale des lois de sexualisation cytoplasmique. Cette preuve indirecte nous paraît d'autant plus précieuse que nous avons précisément noté le peu d'attention accordé, jusqu'à ce jour, aux questions de sexualité par les auteurs qui ont fait des recherches sur les vitamines. Ainsi, aucune idée préconçue sur les rapports entre les deux catégories de questions n'a pu, inconsciemment, influencer les auteurs dans leurs conclusions, et cela augmente pour nous l'intérêt de ces conclusions.

Nous devons maintenant soumettre notre étude à un examen critique. Nous avons envisagé seulement le cas des cellules polarisées dans le sens mâle parceque l'état d'avitaminose B devait les placer dans des conditions de développement très défavorables. Pourquoi ne pas envisager le cas des cellules polarisées dans le sens femelle ? Ici les perturbations provoquées par la carence semblent devoir être favorables. Peut-être trouverions nous dans le comportement des cellules femelles une autre vérification des lois de sexualisation ?

En réalité, malgré les apparences, les faits se présentent ici d'une façon tout à fait différente. S'il est relativement facile d'apprécier le résultat de conditions défavorables à

l'évolution d'un tissu, par la constatation de la dégénérescence de ses cellules, comment oser prétendre que les perturbations introduites dans un organisme, quelque favorables qu'elles nous paraissent, vont créer des conditions plus avantageuses à l'évolution d'un tissu spécialisé que les conditions normales dans lesquelles ce tissu acquiert son plein développement ?

En particulier, dans l'état d'avitaminose, nous sommes loin de connaître tous les éléments du problème. Nous savons seulement que cet état place l'organisme dans des conditions pathologiques graves et que les troubles ainsi apportés dans sa nutrition entraînent fatalement la mort. Au cours de cette évolution fatale, tous les tissus de l'organisme souffrent naturellement du déséquilibre général, les cellules polarisées dans le sens femelle doivent souffrir comme les autres, et c'est effectivement ce que l'on constate.

On peut faire encore à notre étude la critique suivante : Les troubles de la spermatogénèse quelles que soient la rapidité de leur apparition et la gravité de leur effet ne sont peut-être, en réalité, que la manifestation d'une sensibilité particulière des cellules mâles à toute perturbation physiologique. En rattachant trop strictement la présence de ces troubles aux conditions défavorables à la polarisation dans le sens mâle, n'avons nous pas dépassé les faits ?

En réalité, les cellules mâles ne semblent pas posséder cette sensibilité particulière qui entraînerait de leur part une réaction de dégénérescence en réponse à toute perturbation apportée à l'organisme. Il y a évidemment d'autres causes, en dehors de la carence en vitamine B, qui peuvent gêner la spermatogénèse, c'est le cas pour le défaut de vitamine liposoluble A : mais il existe aussi des troubles alimentaires qui entraînent une atrophie rapide de l'ovaire, tout en laissant la glande génitale mâle parfaitement intacte. C'est ce qui se passe dans l'alimentation à base d'alun comme le montrent les recherches de SCHAEFFER, FONTÈS, LE BRETON, OBERLING et THIVOLLE (Bull. soc. Hyg. alim., t. XVI, p. 1 et p. 49, 1928).

On sait aussi que l'inanition prolongée entraîne des modifications profondes dans les divers organes, cependant les cellules sexuelles mâles peuvent, dans certains cas, conserver toute leur vitalité (KOPECK 1922). Elles ne sont d'ailleurs jamais parmi les tissus les premiers atteints (SWINGLE 1917; JACKSON

1915; JACKSON et STEWARD 1920). Nous n'avons donc aucune raison pour considérer le trouble de la spermatogénèse, constaté dans l'avitaminose B, comme une manifestation banale qui serait la réponse de la glande à toute perturbation quelle qu'en soit la nature et nous devons logiquement, comme nous l'avons fait, envisager les troubles de la spermatogénèse comme une conséquence des conditions défavorables à la polarisation dans le sens mâle, conditions dont nous avons volontairement provoqué l'apparition par notre intervention expérimentale.

En résumé, l'ensemble des recherches faites sur la sexualisation cytoplasmique a permis de montrer que les faits exprimés par les deux premières lois de sexualisation cytoplasmique traduisent des phénomènes très généraux de la sexualité mais aucune démonstration expérimentale des lois n'avait été faite.

Les rapports intimes qui existent entre les faits exprimés par ces lois permettent de supposer que les deux énoncés traduisent, peut-être, deux aspects différents d'un même phénomène. Il semble donc illusoire de chercher à donner pour chaque énoncé une démonstration indépendante et nous avons essayé d'établir une démonstration d'ensemble.

L'état d'avitaminose B entraîne dans l'organisme une série de perturbations 1<sup>o</sup> dans le métabolisme, 2<sup>o</sup> dans l'énergétique des tissus, 3<sup>o</sup> dans la respiration intracellulaire. Cet ensemble de modifications se trouve être analogue à celui qu'entraînerait une diminution du rH intracellulaire.

D'autre part, la carence en vitamine B entraîne une hyperlipémie qui place les cellules dans des conditions de nutrition nouvelles par rapport aux graisses dont elles disposent.

L'ensemble de ces perturbations, tant dans la valeur du rH que dans les conditions de nutrition par rapport aux lipides réalisés, d'après les lois de sexualisation cytoplasmique, des conditions particulièrement défavorables à la polarisation des cellules dans le sens mâle.

Or, on peut constater que, dans l'organisme ainsi modifié expérimentalement par l'avitaminose, parmi toutes les cellules ce sont les cellules polarisées dans le sens mâle qui se trouvent être le plus rapidement et le plus fortement frappées.

Le rapprochement de ces diverses constatations nous paraît constituer une véritable démonstration expérimentale des deux lois de sexualisation cytoplasmique.

## CHAPITRE X

# LE MÉTABOLISME ET LA SEXUALITÉ

1. Le métabolisme de base chez l'homme. 2. Les travaux de Riddle sur le métabolisme du Pigeon. 3. Les recherches sur le métabolisme de quelques Vertébrés. 4. Interprétation des résultats. 5. Le métabolisme des Invertébrés. 6. Conclusions.

### 1. Le métabolisme de base chez l'homme

Le métabolisme de base d'un homéotherme est la dépense énergétique correspondant à une consommation inéluctable que LEFÈVRE (1920) a appelé «la chaleur du service physiologique»; elle comprend à la fois la respiration élémentaire des tissus et le travail des organes. La mesure du métabolisme de base peut s'exprimer par le nombre de calories dégagées en une heure, par mètre carré de surface, par un organisme placé dans des conditions physiologiques telles que cette chaleur se trouve être le minimum de production calorifique normale. L'expérience montre que la grandeur ainsi définie correspond à une espèce de constante physiologique comparable à la température du corps ou à la pression artérielle. Les rapports que peut présenter cette constante avec la sexualité offrent donc un intérêt capital.

Lorsque l'enfant a atteint le poids de 10 à 12 kg, il se manifeste une différence de métabolisme entre les deux sexes et cette différence persiste pendant le reste de l'existence.

AUB et DU BOIS (1917) ont publié un tableau qui donne les valeurs moyennes du métabolisme de base chez les individus normaux de 14 ans à 80 ans. Ce tableau indique le nombre de calories émises par mètre carré de surface du corps et par heure pour chaque sexe :

Age	Hommes	Femmes
14 à 16 ans	46,0 cal.	43,0 cal.
16 à 18 »	43,0 »	40,0 »
18 à 20 »	41,0 »	38,0 »
20 à 30 »	39,5 »	37,0 »
30 à 40 »	39,5 »	36,5 »
40 à 50 »	38,5 »	36,0 »
50 à 60 »	37,5 »	35,0 »
60 à 70 »	36,5 »	34,0 »
70 à 80 »	35,5 »	33,0 »

D'une analyse biométrique du métabolisme fondamental faite par HARRIS et BENEDICT (1918, 1919, a, b) sur 136 hommes et 103 femmes, les auteurs déduisent des formules permettant de prévoir la production de chaleur en 24 heures pour un individu normal. La formule est différente suivant le sexe :

Pour le sexe masculin :

$$C = 66,4730 + 13,7516 P + 5,0033 H - 6,7550 A.$$

Pour le sexe féminin :

$$C = 655,0955 + 9,5634 P + 1,8496 H - 4,6756 A.$$

Dans ces formules, C représente la dépense totale de chaleur en 24 heures ; P, le poids en Kilogrammes ; H, la hauteur en centimètres ; A est l'âge exprimé en années.

DREYER (1920) propose une formule pour chaque sexe. Dans chacune de ces formules intervient le poids théorique de l'individu normal, calculé d'après la longueur du tronc et la circonférence du thorax. Le métabolisme de base serait en effet, d'après cet auteur, en relation directe avec ce poids théorique parce que le poids réel observé est sujet à des variations sous diverses influences physiologiques ou pathologiques.

Les formules de DREYER ont été utilisées par STONER (1923 — 1924) pour établir des valeurs normales très complètes pour chaque sexe. Les valeurs ainsi obtenues sont très rapprochées de celles que donnent les formules de HARRIS et BENEDICT. BRADFIELD (1927) propose quelques modifications aux formules du calcul du métabolisme mais ces modifications introduisent seulement des corrections dans l'évaluation de la surface.



D'une façon générale, les études critiques faites au sujet des formules ou des valeurs proposées pour établir le métabolisme de l'homme normal nous permettent de considérer comme définitifs les résultats donnés par BENEDICT et ses collaborateurs au sujet des différences de métabolisme en rapport avec le sexe: Le métabolisme de base est plus élevé, d'environ 7 %, chez l'homme adulte que chez la femme du même âge (BENEDICT et EMMES 1915). La différence est la même entre le garçon et la fillette (BENEDICT et TALBOT 1921).

Les résultats donnés pour le métabolisme de base chez l'homme ayant été l'objet d'un grand nombre de vérifications font partie des données classiques utilisées couramment en clinique par les médecins. La différence que les tableaux ou les formules font apparaître entre les sexes doit donc être considérée comme un caractère sexuel bien établi. Nous devons nous demander quelle est la signification de ce caractère. Doit-il être considéré comme une simple manifestation de l'activité des glandes sexuelles, il se trouverait alors être l'expression d'une sorte de caractère sexuel secondaire, ou convient-il, au contraire, de lui donner une autre interprétation? Pour répondre à cette question nous examinerons trois catégories de recherches: 1<sup>o</sup> les travaux sur l'influence des glandes génitales, 2<sup>o</sup> les études comparées sur l'action des hormones de l'un et l'autre sexe, 3<sup>o</sup> la question du métabolisme de l'enfant.

L'influence des glandes génitales sur le métabolisme a fait l'objet d'un assez grand nombre de recherches. Divers auteurs concluent nettement à l'influence des glandes. KOJIMA (1917) trouve que, chez le Rat, la castration amoindrit considérablement les échanges respiratoires. Pour le Coq, d'après HEYMANS (1921), une castration, même incomplète, diminue le métabolisme de base. CHAHOVITCH et VICHNJITCH (1928) concluent de leurs recherches sur le Rat que la castration amène un abaissement du métabolisme de base et du métabolisme de sommet. PTASZEK (1928), étudiant l'influence des hormones testiculaires, conclut que les testicules interviennent dans le métabolisme basal, assurant la stabilité de la production calorifique. La castration double provoque, chez les animaux sains, un abaissement stable du métabolisme basal et, dans ce cas, l'injection sous cutanée de l'hormone déficiente fait reparaitre temporairement les processus normaux des échanges respiratoires.

Cependant TERROINE et ZUNZ (1925) signalent une série de résultats contradictoires apportés par les auteurs dans l'étude des eunuchoïdes. GAUTIER et WOLF (1928) constatent qu'en clinique humaine les résultats sont contradictoires : d'une manière générale, on constate une diminution légère du métabolisme basal chez les eunuques, dans l'infantilisme lié à une insuffisance fonctionnelle des glandes génitales, chez les ovariectomisées, et dans l'insuffisance ovarienne. Mais il n'en est pas toujours ainsi et, d'ailleurs, l'opothérapie testiculaire ou ovarienne n'est suivie que d'une façon très inconstante d'une augmentation des échanges respiratoires quand ces échanges se trouvent abaissés.

KORENTSCHEVSKY (1914) constate une diminution des échanges respiratoires dans l'espèce canine après la castration ou l'ovariotomie. Mais cet abaissement du métabolisme n'est pas constant. Les résultats obtenus dans les expériences sur le Lapin sont également irréguliers.

Pour cet auteur, la castration aurait sur les échanges respiratoires une action indirecte : la diminution du métabolisme consécutive à la castration serait en réalité due à une atrophie et une diminution d'activité du corps thyroïde. D'après GRAFE (1923) l'absence de la sécrétion des glandes génitales serait au contraire compensée par un accroissement de l'action de la glande thyroïde.

BENEDICT, HENDRY et BAUER (1921), étudiant, au moyen de la chambre respiratoire, le métabolisme basal de groupes de jeunes filles ou de petites filles de divers âges, montrent que les courbes dressées avec des sujets de 12 à 17 ans sont identiques à celles que l'on obtient avec les enfants de moins de douze ans. L'existence de la puberté ou de la prépuberté n'ont donc manifesté ici aucune influence sur le métabolisme.

Les diverses recherches que nous venons d'examiner nous permettent de conclure que la question de l'influence des hormones génitales sur le métabolisme n'est pas encore épuisée. Toutefois, nous avons indiqué un certain nombre de résultats positifs et comme, malgré les contradictions, il est possible que l'activité des glandes génitales ait une répercussion sur les échanges respiratoires, nous devons envisager cette hypothèse. Nous nous demanderons donc si, quand une influence se manifeste, elle apparaît différente suivant le sexe considéré. En

d'autres termes, pouvons nous rattacher directement le caractère sexuel de différence de métabolisme entre le mâle et la femelle à la différence des hormones secrétées par chaque sexe? La réponse est négative.

Il ne semble pas y avoir de spécificité sexuelle quant à l'influence des sécrétions internes sur les échanges respiratoires. C'est la conclusion qui se dégage des expériences de TSUBURA qui, opérant sur le Lapin et la Lapine privés de leurs glandes génitales, ramène les échanges respiratoires à la normale par greffe ovarique chez le Lapin et par greffe testiculaire chez la Lapine.

KORENCHEVSKY et SCHULTESS-YOUNG (1928) montrent qu'il existe, dans les lipoides et la partie protéique soluble dans l'eau des glandes sexuelles mâles, des substances qui stimulent le métabolisme azoté. En rapprochant ces faits des résultats obtenus par divers chercheurs avec les extraits d'hormones ovariennes, les auteurs concluent que les hormones mâles et femelles agissent de la même façon dans le métabolisme étudié.

L'allure particulière du métabolisme de base de l'enfant pourrait sembler, à un examen superficiel, un argument pour rattacher les différences sexuelles du métabolisme à l'apparition du développement des glandes génitales, nous allons voir qu'il n'en est rien.

Les auteurs s'accordent pour admettre que, chez les jeunes enfants, l'intensité du métabolisme fondamental n'est pas influencée par le sexe. Effectivement, les publications de BENEDICT et TALBOT (1914, 1915, 1921) nous donnent des tableaux de la valeur moyenne du métabolisme établie pour chaque sexe; les différences que l'on peut y constater, chez l'enfant, ne sont pas en rapport avec le sexe.

L'étude du métabolisme basal dans les premières années de la vie est fort délicate; l'expérimentateur se heurte, en particulier, à des difficultés concernant l'alimentation, les mouvements musculaires et ces divers facteurs peuvent intervenir d'une façon appréciable pour modifier les résultats.

TERROINE et ZUNZ (1925), après avoir fait l'étude critique des divers travaux publiés sur cette question, reconnaissent que nous ne disposons pas encore de valeurs normales moyennes de comparaison pour les enfants jusqu'à l'âge de quatorze ans et que les données expérimentales pour les diverses périodes de l'enfance et de l'adolescence sont encore insuffisantes.

Chez l'adulte normal, la valeur du métabolisme basal ne varie que dans des limites assez étroites. Pour l'enfant, au contraire, le métabolisme basal peut s'écarter sensiblement, en dehors même de tout état pathologique, du chiffre de sa valeur normale à un âge déterminé. Ainsi, un écart de 12 et même 15 % ne traduit pas forcément, chez l'enfant, un état pathologique. Dans ces conditions, il est un peu téméraire d'essayer d'établir des comparaisons entre le métabolisme des deux sexes pendant le jeune âge, car, s'il existe des différences, en rapport avec la nature du sexe, d'une importance analogue à celles que l'on peut constater chez les adultes, c'est à dire de 6 à 7 %, le degré de précision des mesures, chez l'enfant, comporte, précisément, des erreurs dont l'ordre de grandeur est tel qu'une différence de l'ordre de 6 ou 7 % peut parfaitement ne pas apparaître.

Pour le métabolisme de l'enfant, il faut donc attendre un plus grand nombre de déterminations, faites dans des conditions expérimentales plus précises, avant d'apporter une conclusion définitive. L'accord des auteurs, sur les résultats négatifs obtenus en ce qui concerne le sexe, ne comporte pas la conséquence que l'on pourrait être tenté d'en déduire, à savoir: qu'il n'y a pas de différence de métabolisme entre les sexes, pendant le jeune âge.

Nous devons dire simplement que, si des différences de métabolisme basal en rapport avec le sexe existent chez l'enfant, nos méthodes d'investigations sont encore impuissantes à faire apparaître ces différences. Ainsi, par cette conclusion, nous ne modifierons pas, sans raison valable, la portée d'un caractère de sexualité qui, par ailleurs, semble avoir une signification assez générale.

De l'étude du métabolisme de base chez l'homme nous pouvons déduire les conclusions suivantes: Il existe une différence dans le métabolisme basal en relation avec le sexe, le métabolisme de l'homme étant, en moyenne, supérieur de 6 à 7 % au métabolisme de la femme. Ce caractère de sexualité ne peut se rattacher directement à une différence entre le comportement des glandes génitales de l'un ou l'autre sexe et aucun des résultats acquis jusqu'à ce jour ne permet de considérer cette différence de métabolisme comme un caractère sexuel secondaire. Rien ne prouve d'ailleurs que ce caractère qui n'a pu être établi

qu'à partir de l'âge de 3 ans, à cause de difficultés expérimentales particulières, n'existe pas déjà dès l'enfance.

Les recherches récentes de BENEDICT et ses collaborateurs ont apporté, par les examens effectués dans des cas très divers, des constatations nouvelles de cette différence de métabolisme et BENEDICT (1929) exprime l'opinion que lui a laissé cet ensemble de recherches en disant que s'il y a lieu de tenir compte de l'âge, de la race, dans l'étude du métabolisme, on peut, cependant, fixer une valeur moyenne du métabolisme minimum. Si cette valeur est exprimée en calories par mètre carré de la surface du corps et par 24 heures, elle est, en moyenne, de 925 calories pour l'homme et de 850 calories pour la femme.

Les expériences de PTASZEK (1929) sur le chien pourraient, à un examen superficiel, paraître favorables à l'interprétation hormonale des phénomènes, mais il n'en est rien. Si à la suite de castrations, chez le chien et la chienne l'auteur constate une différence dans l'influence des hormones sur le métabolisme basal, cette différence se rattache aux corrélations des diverses parties de l'appareil endocrinien. Elle est intéressante au point de vue des différences sexuelles physiologiques, mais elle n'explique pas la différence normale de métabolisme entre les sexes. Cette dernière, comme nous le montrerons, a un caractère primitif et fondamental, antérieur à l'apparition des hormones.

## 2. Les travaux de RIDDLE sur le métabolisme du Pigeon

Dans les recherches relatives au métabolisme de l'homme, aucun des travaux examinés n'avait pour objet strict l'étude d'un caractère sexuel. Il n'en est pas de même des travaux de RIDDLE et ses collaborateurs sur le métabolisme du Pigeon. Dans une série de publications, de 1912 à 1928, RIDDLE décrit diverses expériences et apporte des documents pour établir une différence de métabolisme en rapport avec le sexe chez le Pigeon. L'intérêt de ces recherches, qui ont porté sur un matériel considérable, consiste, en particulier, dans ce fait que les différences de métabolisme sont ici établies dès un stade très jeune puisqu'elles se manifestent dès l'ovule.

### 1<sup>o</sup> Différences entre les œufs.

La plupart des recherches ont été faites pour établir les différences de métabolisme qui existent entre les œufs.



Les variations du métabolisme, au cours de l'année, suivent chez le Pigeon un rythme saisonnier qui a été fixé par RIDDLE et FISCHER (1925). Les auteurs constatent que la glande thyroïde du Pigeon s'accroît pendant les mois d'octobre, novembre et décembre, trimestre d'automne, puis se maintient aussi développée pendant le trimestre d'hiver, de janvier à fin mars. Durant le reste de l'année, de mars à fin septembre, qui représente le trimestre du printemps et celui d'été, la thyroïde a toujours un volume nettement plus réduit.

La proportion des sexes obtenus par les œufs pondus au cours de ces diverses périodes du calendrier métabolique du Pigeon est variable mais elle suit une loi régulière. La plus forte proportion de mâles apparaît en hiver ou au début du printemps. Ainsi, pour 100 femelles on trouve alors, dans les diverses races étudiées, les chiffres suivants de mâles: 125, 101, 113 et 153.

Pendant l'été, on trouve, au contraire, une plus forte proportion de femelles. Ainsi, dans chacune des races étudiées, pour 100 naissances de femelles, il y a seulement 72, 68 ou 81 mâles. Pendant la période d'automne, la thyroïde commence à se développer, la proportion des sexes est de 100 mâles pour 100 femelles.

Si, maintenant, on fait l'étude comparée de la valeur énergétique des œufs pour chacune des quatre saisons de l'année en mesurant, au moyen de la bombe calorimétrique, la quantité de chaleur dégagée pour les œufs pris dans chacune des saisons, on trouve que la quantité de chaleur est en relation avec la période de l'année.

Une plus grande quantité d'énergie est accumulée dans les œufs pondus l'été ou au début de l'automne c'est à dire dans les œufs qui donnent précisément un excès de femelles.

On trouve, au contraire, que les œufs de l'hiver et du printemps ont accumulé une quantité d'énergie moindre; or ce sont ces œufs qui, par leur évolution, donneront un excès de mâles.

L'auteur considère que la qualité des œufs de posséder un pouvoir énergétique élevé est associée à la production du sexe femelle tandis que la qualité des œufs de posséder un pouvoir énergétique faible est associé à la production du sexe mâle.

RIDDLE se demande quelle est la signification, pour la cellule, de ces différences dans le pouvoir énergétique. Une cellule vivante peut se comporter de deux façons vis à vis du matériel ingéré: 1<sup>o</sup> elle peut utiliser ce matériel à des besoins énergétiques, la com-

bustion des substances alimentaires ainsi utilisées donnera des matériaux de déchets qui seront éliminés et ne contribueront pas à augmenter la masse de la cellule: 2<sup>o</sup> les substances alimentaires peuvent au contraire être incorporées à la cellule, elles augmentent alors sa masse et son pouvoir énergétique. Ainsi, la capacité d'accumulation plus élevée du matériel énergétique correspond en réalité, pour l'œuf, à l'expression d'un pouvoir oxydant plus faible, à un niveau métabolique moins élevé.

Les différences de pouvoirs énergétiques constatées dans les œufs expriment donc les faits suivants: Les œufs de l'été ou du début de l'automne n'ont un pouvoir énergétique élevé que parce que leur potentiel métabolique est faible, ils donnent par leur évolution, un excès de femelles. Les œufs de l'hiver et du printemps ont un pouvoir énergétique plus faible parce que leur potentiel métabolique est plus élevé, ils donnent, par leur évolution, un excès de mâles.

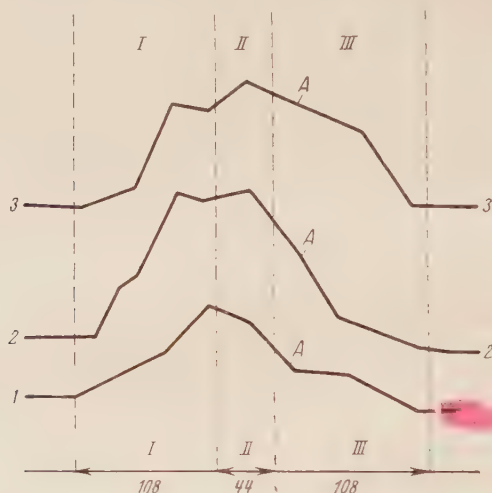
Le métabolisme se trouve ainsi associé au déterminisme du sexe; les œufs à métabolisme élevé donnent un excès de sexes mâles, les œufs à métabolisme plus faible donnent un excès de sexes femelles.

RIDDLE tire encore de ses recherches un certain nombre d'arguments supplémentaires qui viennent appuyer sa thèse. Ces arguments se rattachent à 3 catégories de faits: 1<sup>o</sup> le cas des jumeaux, 2<sup>o</sup> l'exagération dans la ponte, 3<sup>o</sup> le cas des croisements d'espèces.

Dans le cas des œufs jumeaux, RIDDLE (1923b) constate que des ovules dont le métabolisme était très faible ont donné des paires de femelles.

Le cas de l'exagération dans la ponte est un peu plus complexe. On constate que si on oblige des Pigeons à avoir des pontes très rapprochées, en supprimant les périodes d'incubation, par éloignement des œufs pondus, ils donnent un excès d'individus femelles à la fin de la saison. RIDDLE relie ce fait aux variations du métabolisme de la façon suivante. Il établit, dans la période normale d'ovulation du Pigeon, trois étapes: 1<sup>o</sup> la période de pré-ovulation qui dure 108 heures, 2<sup>o</sup> une période d'ovulation de 44 heures et 3<sup>o</sup> une période de postovulation qui dure 108 heures. Des modifications se produisent dans l'organisme durant ces 3 étapes, les courbes de la figure ci dessous (Fig. VIII) expriment ces variations. A chaque période d'ovulation il y a hypertrophie des

surrénales (RIDDLE 1923a); la teneur en sucre du sang augmente (RIDDLE et HONEYWELL 1923); la quantité de calcium du sang dépasse le double de la teneur normale (RIDDLE et REINHART 1926); la graisse et les lipoides phosphorés du sang passent par une valeur maxima pendant la période de préovulation.



Explication de la figure VIII. Changements métaboliques pendant l'ovulation du Pigeon, d'après O. RIDDLE. Zone I (108 heures) préovulation; Zone II (44 heures) ovulation; Zone III (108 heures) postovulation. Courbel: surrénale. — Courbe 2: calcium du sang. — Courbe 3: sucre du sang.

Il y a donc un ensemble de modifications très nettes dans le soma de la mère à chaque période d'ovulation. Or, il est facile de comprendre, par l'examen de la figure, que, si la période de post-ovulation se trouve raccourcie par le mécanisme d'une ponte accélérée les branches A des courbes ne pourront revenir à leur valeur normale dans le nouveau cycle; ainsi les éléments, teneur en calcium, teneur en sucre, grandeur de la surrénale, conserveront une valeur plus élevée que celle qu'ils ont dans une période d'ovulation normale.

MARINE et BAUMANN (1922) ont montré que l'hypertrophie de la corticale surrénale entraîne, très probablement, une diminution d'action de la thyroïde. Ainsi le pigeon soumis à une ponte accélérée aura une activité de la glande thyroïde diminuée, c'est à dire se rapprochant de celle d'un animal normal pendant la période de mars à septembre; or, nous avons vu, plus haut, que pendant cette période, au calendrier métabolique du pigeon, correspond la production d'un nombre plus élevé de femelles. L'excès de femelles qui apparaît dans une ponte accélérée se trouverait ainsi lié à l'existence d'un taux de métabolisme abaissé. Les œufs pondus à la fin de la saison et qui, dans ce cas, donnent un excès de femelles sont en général plus gros que ceux du début de la saison qui donnaient un excès de mâles.

L'auteur estime que le cas des croisements de races apporte un nouvel argument à sa conception. On sait depuis DARWIN que l'hybridation apporte un «accroissement de vigueur», or pour RIDDLE cette expression signifie «un accroissement du métabolisme». CASTLE (1926), dans son étude sur l'accroissement de vigueur des hybrides, conclut en effet que le zygote n'est pas seulement la somme des facteurs contenus dans chacun des deux gamètes mais que le fait du croisement est l'origine d'une source d'énergie métabolique dans le zygote. C'est à cet accroissement du pouvoir métabolique, qui se manifeste dans le croisement des espèces, que l'auteur rattache l'excès de production de mâles qui apparaît dans les croisements de ses familles de Pigeons.

La conclusion de ces travaux sur les œufs est la suivante: «The data of these charts make it quite certain that in our material a higher metabolism characterizes male-producing ova, a lower metabolism (higher storage) characterizes female-producing ova» (1927, p. 204).

#### Différences entre les embryons.

RIDDLE (1928) a cherché à montrer que les différences de métabolisme sexuel du stade œuf se poursuivent pendant la vie embryonnaire. La méthode directe de comparaison du métabolisme des embryons de chaque sexe présente de grandes difficultés, par suite des variations importantes du taux du métabolisme au cours du développement de l'embryon, l'auteur a abordé le problème par une méthode indirecte.

Si l'embryon mâle est caractérisé par un taux de métabolisme plus élevé que celui de l'embryon femelle, quand on placera ces

organismes dans des conditions anormales au point de vue du métabolisme, la réaction de chaque embryon sera différente suivant le sexe. Le développement du mâle, qui demande une consommation plus élevée d'oxygène, sera plus affecté par une diminution de la teneur en oxygène du milieu. Les embryons du sexe femelle seront au contraire plus endommagés par une augmentation de la teneur en oxygène.

Les expériences ont porté sur des œufs récoltés au cours d'une année entière et sur des lots de 400 à 700 œufs placés dans des conditions anormales au point de vue du métabolisme. Dans une atmosphère plus riche en oxygène que l'atmosphère normale, le pourcentage des embryons mâles tués est très légèrement inférieur à celui des embryons femelles: 5,6 % au lieu de 6,3 %. Le séjour de un à cinq jours dans une atmosphère contenant la moitié de la teneur normale en oxygène a entraîné un pourcentage de mortalité supérieur parmi les embryons mâles: 29,1 % au lieu de 16,8 %.

L'abaissement de la température entraînant une diminution du métabolisme aura un effet analogue à celui dû à la diminution de pression d'oxygène; effectivement le pourcentage de la mortalité des embryons mâles est alors de 33 % alors que la mortalité des embryons femelles est seulement de 22,3 %.

On voit que, sauf pour les chiffres obtenus dans les expériences d'augmentation de pression d'oxygène qui ne sont pas concluants, les résultats des deux autres catégories d'expériences sont parfaitement en accord avec la conception d'une différence de métabolisme en rapport avec le sexe; les embryons mâles ayant un métabolisme plus élevé que celui des embryons femelles.

#### Différences entre les adultes.

La recherche des différences de métabolisme en rapport avec le sexe chez le Pigeon adulte a été entreprise en collaboration avec BENEDICT. RIDDLE ne nous fait connaître que quelques uns des résultats obtenus jusqu'à ce jour. Le taux de la production de chaleur est notablement affecté par l'action de deux facteurs 1<sup>o</sup> le total de l'espace libre dans lequel l'animal peut se mouvoir, 2<sup>o</sup> l'âge de l'animal.

Si on maintient des Pigeons dans un espace réduit, leur métabolisme s'abaisse; si on les place ensuite dans de larges cages leur permettant de voler, après un séjour de 4 à 5 semaines, leur métabolisme s'établit à un taux plus élevé. Ce changement se constate



pour les deux sexes mais, fait curieux, les conditions anormales du confinement affectent beaucoup plus le mâle que la femelle. Le métabolisme du mâle perd 19,6 % de sa valeur normale, celui de la femelle perd seulement 8 % dans des conditions semblables. Ces résultats peuvent être rapprochés de ceux qui ont été établis dans l'étude des embryons.

Les recherches entreprises ont montré l'importance des facteurs race et âge dans l'étude du métabolisme; dans une race déterminée le métabolisme des jeunes est plus élevé que celui des adultes.

L'étude des croisements entre races différentes a apporté une vérification directe de l'interprétation qui avait été donnée au sujet du sexe des descendants. Si on pratique des croisements entre des races de Pigeons dont le métabolisme a été étudié, on constate que dans le croisement de deux races dont le métabolisme est différent, le descendant possède un taux de métabolisme plus élevé que celui de l'ascendant qui avait le plus fort métabolisme. Ainsi, dans ces expériences, le croisement apparaît comme un moyen d'élever le taux du métabolisme. Mais, d'autre part, dans les croisements opérés, les descendants obtenus étaient des mâles. Ainsi, l'apparition du sexe mâle se trouve ici très directement associée à l'élévation du taux du métabolisme.

Les résultats récents publiés par BENEDICT (1929) nous apportent des précisions sur la différence de métabolisme qui apparaît ainsi après les phénomènes de croisements de races. En croisant deux races de Pigeons R et M dont les pouvoirs énergétiques ont été mesurés on obtient les résultats suivants:

Races	Calories par 300 <sup>gr</sup> de poids vif et par 24 heures
R . . . . .	37 <sup>c</sup> ,9
M . . . . .	42 <sup>c</sup> ,6
hybrides R × M . . .	45 <sup>c</sup> ,3

D'autre part, dans leurs recherches sur les croisements des races de Faisans effectués sur 13 types différents, THOMAS et HUXLEY (1927) ont constaté que la proportion des mâles obtenus dans la descendance des croisements se trouve être plus élevée que celle des femelles. Les conclusions de RIDDLE se trouvent ainsi précisées et généralisées.

### 3. Les recherches sur le métabolisme de quelques Vertébrés

Les recherches de MITCHELL et ses collaborateurs sur le Poulet apportent des conclusions qui confirment les résultats de BENEDICT et RIDDLE. Dans une première série de recherches, MITCHELL et HAINES (1927) ont établi les conditions de la détermination précise du métabolisme de base chez l'Oiseau. Le travail de MITCHELL, CARD et HAINES (1927) étudie les influences du sexe, de l'âge et de la castration sur le métabolisme basal du Poulet. Le métabolisme de base du Coq est plus élevé que celui de la Poule; toutefois, l'âge précis correspondant à l'apparition de cette différence sexuelle n'a pu être établi.

Pour la race *White Plymouth Rock* les déterminations du métabolisme basal effectuées sur de nombreux individus dont l'âge variait de 72 à 363 jours ont donné les moyennes suivantes:

852 calories  $\pm$  12 pour les mâles,  
805 calories  $\pm$  10 pour les femelles.

Les moyennes ainsi établies expriment le dégagement de calories par jour et par mètre carré de la surface du corps.

Les sujets d'un âge plus avancé présentent un métabolisme basal moins élevé. La réduction est de 6 % pour les Coqs, elle est de 12 % chez les Poules. La différence sexuelle de métabolisme basal s'accroît donc légèrement avec l'âge.

Dans l'ensemble de leurs recherches, MITCHELL, CARD et HAINES, ont démontré que le métabolisme basal du Coq se trouve être plus élevé que celui de la Poule et que la différence est en moyenne de 5,5 à 6 %.

MITCHELL et CARMAN (1926) ont constaté, pour le Rat, que la production de chaleur basale par mètre carré de surface et par jour est plus élevée chez les mâles que chez les femelles. Elle est en moyenne de

600  $\pm$  11 calories pour les mâles,  
et de 571  $\pm$  7 calories pour les femelles.

Les auteurs font remarquer que la comparaison des quantités de chaleur émises doit être rapportée aux surfaces, comme cela est d'ailleurs réalisé dans les recherches sur l'homme. Le calcul du métabolisme par rapport au poids de l'animal ne donnerait pas les mêmes résultats; le métabolisme ainsi évalué ferait alors apparaître une valeur légèrement plus faible pour les mâles.

On sait que le Rat est un animal fréquemment utilisé dans les laboratoires pour les recherches physiologiques. A ce titre, il a paru important à BENEDICT et ses collaborateurs de fixer d'une façon très exacte la valeur du métabolisme basal de cette espèce dans des conditions variées. Les mesures ont été faites avec des appareils apportant une précision plus grande que celle donnée par les méthodes qui avaient été utilisées auparavant. Nous noterons, parmi les résultats indiqués par BENEDICT (1929), ceux qui nous intéressent au point de vue de l'étude de la sexualité.

Dans l'influence des saisons sur la production de chaleur chez le Rat, nous relevons le tableau suivant dans lequel chaque donnée représente la moyenne des mesures effectuées sur 10 Rats :

sexe	Calories par mètre carré en 24 <sup>h</sup>	
	Hiver	Été
mâles . . . . .	863°	752°
femelles . . . . .	818°	713°

Ainsi, quelle que soit l'époque de l'année considérée, et malgré l'influence importante de la saison sur le taux du métabolisme, la différence sexuelle de métabolisme persiste dans le même sens; la quantité de chaleur dégagée par le mâle est toujours plus considérable que celle dégagée par la femelle.

La différence qui existe entre ces chiffres et ceux donnés par MITCHELL et CARMAN (1926) tient à la différence de précision des méthodes de mesure utilisées, mais dans les deux cas la différence sexuelle de métabolisme qui ressort de ces recherches est la même.

GAYDA (1921a, b), après avoir fait l'étude critique des méthodes calorimétriques, expose une méthode de recherches par le calorimètre différentiel qui lui a permis d'obtenir des mesures précises des dégagements de chaleur. Il a fait l'application de cette méthode, particulièrement sensible, à la détermination des quantités de chaleur qui se dégagent au cours de l'ontogénèse du *Bufo vulgaris*. Les recherches de l'auteur ont été faites indépendamment de toute préoccupation relative aux questions de sexualité.

Parmi les résultats obtenus par GAYDA, nous notons une différence sexuelle de métabolisme chez les adultes. La production

de chaleur est plus élevée chez le mâle que chez la femelle. Elle est, par heure et par gramme, en moyenne :

des 0<sup>calorie</sup>,45 chez le mâle,

des 0<sup>calorie</sup>,34 chez la femelle.

L'auteur note la concordance des résultats ci dessus avec ceux qu'il avait déjà obtenus dans l'étude de la Grenouille.

Ici, nous remarquons que la quantité de chaleur a été exprimée par rapport au poids de l'animal, mais nous avons affaire à un organisme poïkilotherme et, dans ces organismes, la surface du corps ne joue pas, pour l'excrétion de chaleur, le rôle considérable qu'elle possède chez les homéothermes.

SMITH, H. M. (1925) cherche à établir des rapports entre la taille des cellules et l'activité du métabolisme. Il étudie 12 espèces de Batraciens et prend pour index de l'activité métabolique le rapport du poids en milligrammes d'acide carbonique excrété par heure au poids en grammes de l'animal. L'activité métabolique varie en raison inverse de la taille des cellules. En outre, l'auteur a montré des variations dues à diverses causes; en particulier, il constate une différence en relation avec le sexe : les mâles excrètent plus de chaleur que les femelles.

Chez les Poissons, dans l'espèce *Xiphophorus helleri*, ESSENBERG (1923) a montré que la susceptibilité du mâle à l'action de l'acide cyanhydrique est plus grande que celle de la femelle. Or, nous savons que cette différence de susceptibilité est liée à une différence dans le métabolisme et ainsi, dans cette espèce, la différence sexuelle de métabolisme en faveur du mâle apparaît fort probable.

#### 4. Interprétation des résultats

En ce qui concerne les résultats obtenus dans l'étude du métabolisme chez l'homme, nous avons vu que si l'influence des hormones sexuelles sur le comportement du métabolisme est un fait possible, nous dirons même un fait probable, malgré les résultats contradictoires apportés par les auteurs, il n'en est pas moins vrai que cette influence ne permet pas d'expliquer la différence de métabolisme en rapport avec le sexe. Les résultats de TSUBURA, de KORENCHEVSKY et SCHULTESS-YOUNG (1928) montrent qu'il n'y a aucune différence entre les hormones de l'un et l'autre sexe, quant à l'influence de ces hormones sur le comportement du métabolisme.

D'autre part, les recherches sur les Pigeons et les Batraciens ayant établi la différence de métabolisme sexuel dès le stade œuf et dans l'embryon, cette différence se trouve être bien antérieure à l'apparition des hormones, elle ne peut pas être considérée comme une espèce de caractère sexuel secondaire, elle est une manifestation d'une différence primitive de la sexualité, liée au comportement des cellules. C'est parceque les cellules du sexe mâle présentent des oxydations plus intenses que le métabolisme de ce sexe se trouve être plus élevé que celui du sexe femelle.

Il nous reste maintenant à préciser les raisons pour lesquelles l'intensité des respirations intracellulaires se trouve être moins grande pour le sexe femelle. Est ce que, par suite des conditions particulières de leur métabolisme, les cellules de l'organisme femelle se trouveraient avoir à leur disposition une quantité d'oxygène insuffisante pour pouvoir manifester une intensité respiratoire aussi grande que celle déployée par les cellules de l'organisme mâle ? Devons nous penser, au contraire, que ce n'est point la pénurie relative d'oxygène qui est en cause mais seulement le pouvoir d'oxydation des cellules ? Il nous paraît important de préciser quel est celui des deux facteurs qui est responsable.

Nous avons vu, plus haut, que RIDDLE, en plaçant les œufs de Pigeon dans des conditions différentes au point de vue de la teneur en oxygène du milieu, avait constaté que si les expériences faites dans une atmosphère appauvrie en oxygène donnaient des résultats en accord avec sa conception d'un métabolisme plus élevé chez le mâle, le développement des œufs dans une atmosphère plus riche en oxygène que l'atmosphère normale ne donnait, au contraire, aucun résultat favorable à sa thèse. Nous allons essayer d'interpréter ces faits en considérant les deux facteurs qui sont responsables du métabolisme.

Dans les expériences où la teneur en oxygène est diminuée, nous nous éloignons davantage des conditions de respiration intracellulaire du mâle pour l'une ou l'autre des deux raisons suivantes : 1<sup>o</sup> soit parceque les cellules n'ont plus la quantité d'oxygène dont elles disposent normalement, 2<sup>o</sup> soit parceque le pouvoir d'oxydation de ces cellules n'a plus le moyen, par manque d'oxygène, de se manifester dans les conditions normales de son fonctionnement. Mais, que ce soit l'un ou l'autre des deux facteurs du métabolisme qui se trouve affecté, le résultat est le même ; les conditions imposées sont plus éloignées de l'état normal pour l'organisme



mâle et effectivement la mortalité des embryons de ce sexe est plus élevée, elle est de 29,1 % au lieu de 16,8 % dans le sexe femelle.

Dans les expériences où la teneur en oxygène est supérieure à la normale on doit s'attendre à obtenir le résultat inverse, si on considère seulement, comme le fait RIDDLE, la différence globale de métabolisme entre les sexes: or, la mortalité des embryon est à près la même, elle est de 5,6 % pour les mâles et 6,3 % pour les femelles.

Considérons, dans ces nouvelles conditions expérimentales, les deux facteurs du métabolisme. Si les cellules de l'organisme femelle étaient adaptées à un fonctionnement en présence d'une atmosphère interne relativement plus appauvrie en oxygène que celle des cellules de l'organisme mâle, les conditions nouvelles où elles se trouvent placées, atmosphère plus riche en oxygène, les éloigneraient davantage des conditions normales que pour l'organisme mâle et nous devrions constater une mortalité nettement supérieure pour les embryons femelles.

Puisque nous ne constatons pas cette différence dans le comportement des embryons, c'est que la différence de métabolisme entre les sexes n'est pas due à une inégalité entre les quantités d'oxygène dont disposent les cellules, mais qu'elle dépend du 2<sup>ème</sup> facteur du métabolisme, le pouvoir d'oxydation intracellulaire. En effet, dans ces expériences, contrairement à ce qui se passe dans les expériences à atmosphère appauvrie, le pouvoir d'oxydation intracellulaire n'est pas plus affecté dans un sexe que dans l'autre par l'augmentation de la teneur en oxygène du milieu.

Nous ne sommes pas surpris des résultats obtenus par RIDDLE dans ses expériences en atmosphère plus riche en oxygène que l'atmosphère normale. Nous considérons ces résultats comme une preuve de ce fait que des deux facteurs qui peuvent modifier le métabolisme intracellulaire; 1<sup>o</sup> quantité d'oxygène dont dispose la cellule et 2<sup>o</sup> pouvoir d'oxydation ou rH intracellulaire, c'est ce deuxième facteur qui est seul responsable de la différence de métabolisme entre les sexes.

Dans l'organisme du Pigeon (œuf ou embryon), si le métabolisme du mâle est plus élevé que le métabolisme de la femelle, c'est parceque les cellules de l'organisme mâle ont un pouvoir d'oxydation ou rH intracellulaire plus élevé.

Le pouvoir d'oxydation plus élevé des cellules mâles a précisément été constaté dans les organismes les plus divers, végétaux et animaux, et ce fait est exprimé par la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation cytoplasmique: «dans une espèce, les cellules polarisées dans le sens femelle ont un rH inférieur à celui des cellules polarisées dans le sens mâle» (JOYET-LAVERGNE 1925, 1928).

Le rapprochement que nous venons de faire entre les découvertes de RIDDLE et les résultats obtenus dans les recherches sur la sexualisation cytoplasmique nous permet une autre déduction. Si, en effet, nous pouvons considérer la différence de métabolisme qui apparaît entre les sexes comme une manifestation de la différence physico-chimique exprimée par la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation, il est naturel de supposer que cette différence de métabolisme puisse présenter le même ordre de généralité que la loi elle-même, c'est à dire une grande généralité. Si cette différence n'a été démontrée jusqu'à ce jour que pour quelques espèces, elle doit cependant se retrouver dans tous les groupes et nous formulerons l'hypothèse de travail suivante: «La différence de métabolisme en faveur du sexe mâle présente-t-elle un caractère général et quelle en est l'importance?»

Les recherches pour la mise en évidence de ce caractère sexuel présenteront des difficultés de même nature que celles relatives aux autres caractères physicochimiques de la sexualité. Les différences de métabolisme entre les sexes peuvent être faibles, elles sont probablement faibles; d'autres facteurs, âge, race, conditions de milieu etc. . . . peuvent avoir une importance considérable et la différence sexuelle, si elle existe, peut se trouver masquée. Mais, en tenant compte de la complexité du problème à résoudre, les recherches dans les groupes les plus divers paraissent devoir être fructueuses.

### [5. Le métabolisme des Invertébrés

FARKAS (1903) a fait des mesures sur les échanges énergétiques du Ver à soie pendant le développement de l'œuf, durant la métamorphose et chez l'Insecte adulte. Nous retiendrons, parmi les résultats de l'auteur, ceux qui mettent en évidence les différences sexuelles au point de vue énergétique.

Au cours de la métamorphose, il y a perte de poids et consommation d'énergie, mais ces deux phénomènes n'ont pas la

même intensité suivant qu'il s'agit de l'un ou de l'autre sexe. Pour 1000<sup>gr</sup> de substances, il y a une perte de poids de :

45<sup>gr</sup>,6 chez les mâles et de 41<sup>gr</sup>,1 chez les femelles.

Si on considère la consommation d'énergie correspondant à 1000<sup>gr</sup> de substance sèche, on trouve les chiffres suivants :

la perte d'énergie est de 320<sup>calories</sup>,3 pour les mâles,  
 » » » » » 272 » ,1 » » femelles.

Les individus mâles détruisent plus de matière et aussi plus d'énergie que les femelles. Pour 1 gramme de substance utilisée la consommation énergétique est la suivante :

7024 calories dépensée chez le mâle,  
 6620 » » » la femelle

La capacité énergétique du papillon a été mesurée. Si on compare des poids égaux de substance mâle et de substance femelle, on trouve les différences suivantes dans la valeur énergétique :

1 gramme de substance de papillon mâle contient 1937 calories.  
 1 gramme de substance de papillon femelle contient 1291 calories.

Si on compare des poids égaux de substances, après dessiccation, suivant le sexe considéré les résultats sont différents :

1 gramme de substance sèche de mâle contient 6411 calories.  
 1 gramme de substance sèche de femelle contient 5976 calories.

Ces derniers chiffres représentent la capacité énergétique spécifique. On voit que quelle que soit la méthode de mesure adoptée, tissus normaux frais ou tissus après dessiccation, cette grandeur se trouve plus élevée chez le mâle que chez la femelle.

Si, cependant, on mesure la capacité énergétique spécifique des papillons mâles et femelles, après la fécondation, on trouve des résultats différents. Le chiffre de 5336 calories exprime alors la capacité de la femelle tandis que celle des mâles est seulement de 5244 calories. Toutefois, de la comparaison de ces deux derniers chiffres nous ne pouvons tirer aucune conclusion parce que les organismes considérés sont, à ce moment de leur vie, trop différents l'un de l'autre, au point de vue du stade d'évolution. Le mâle va mourir, tandis que la femelle vivra encore quelques jours.

Pendant les dernières phases de la vie de l'Insecte, les tissus sont le siège, d'une perte d'énergie spécifique, mais cette perte

d'énergie n'est pas la même suivant le sexe considéré. La comparaison des résultats énoncés ci dessus nous le montre très nettement car les valeurs passent :

de 6411 calories à 5244 calories chez les mâles,  
de 5976       »       » 5336       »       »       » femelles.

Ce fait nous démontre que, pendant la dernière partie de la vie, le papillon mâle a une consommation énergétique nettement supérieure à celle du papillon femelle. Mais c'est précisément une constatation analogue que nous avons notée chez la larve au moment de la métamorphose. Ainsi, à des époques très différentes de sa vie, l'Insecte mâle est caractérisé par une consommation d'énergie plus considérable, par un métabolisme plus élevé. Ce métabolisme plus élevé correspond d'ailleurs à une certaine qualité énergétique des cellules de l'organisme car lorsqu'on mesure la capacité énergétique spécifique des tissus mâles on trouve une valeur plus grande que celle que possèdent les tissus femelles comparables.

Les travaux de MAC ARTHUR et BAILLIE (1926 à 1929) ont pu mettre en évidence d'une façon remarquable la différence de métabolisme qui existe entre les sexes dans l'espèce *Daphnia magna*.

Dans leurs recherches de 1926 et 1927, les auteurs ont évalué le métabolisme par la mesure du gaz carbonique rejeté. Ils mesurent CO<sup>2</sup> par la méthode colorimétrique au rouge phénol et trouvent, qu'à la température de 22 degrés, l'excrétion par gramme de poids sec d'animal et par minute est :

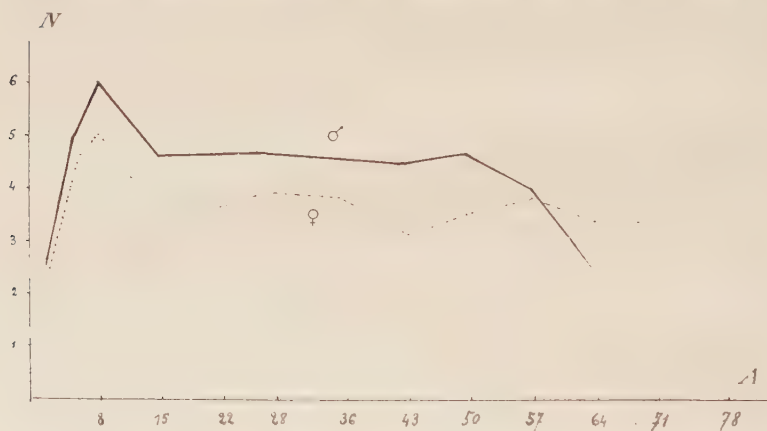
de 0,036125 milligramme pour le sexe masculin,  
de 0,029513       »       »       »       »       » féminin.

Ainsi, la production de gaz carbonique chez les mâles est de 22,06 % plus élevée que chez les femelles.

MAC ARTHUR et BAILLIE ont pensé, avec raison, que la différence de métabolisme, ainsi mise en évidence, était un résultat assez important pour mériter une confirmation. Dans leurs recherches de 1929, ils ont cherché à apprécier les différences de métabolisme entre les sexes par une autre méthode. Le rythme des mouvements du cœur leur a paru un bon indice du taux du métabolisme. En comptant les pulsations cardiaques à la température de 18° degrés, ils ont établi la vitesse des battements du cœur aux diverses étapes du développement. Si on porte en

ordonnées (N) le nombre des pulsations par seconde et en abscisses (A) l'âge exprimé en jours, on peut tracer la courbe des pulsations. On voit alors que le rythme du cœur n'est pas le même suivant le sexe.

La vitesse des pulsations est faible et presque semblable dans les deux sexes à la naissance, elle augmente, ensuite, pour atteindre son maximum vers le 8<sup>ème</sup> jour de la vie, ensuite elle diminue, mais on peut remarquer que le nombre des battements du cœur reste plus élevé chez le mâle que chez la femelle. Cette différence dans le nombre des pulsations est en moyenne de



Explication de la figure IX. Vitesse des mouvements du cœur aux divers âges chez les mâles et les femelles de *Daphnia magna* à 18<sup>d</sup>, d'après Mac ARTHUR et BAILLIE. N: nombre de pulsations par seconde. A: âge exprimé en jours.

18,46 %. La chute qui intervient ensuite chez le mâle vers le 57<sup>ème</sup> jour correspond à des individus moribonds (Fig. IX). Nous ne devons pas oublier en effet que la durée de la vie est plus courte chez le mâle.

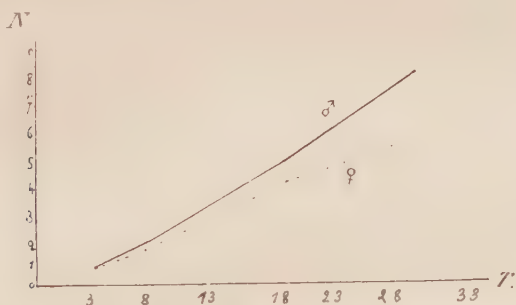
Pendant la plus grande partie de la vie on peut compter 4,62 battements par seconde chez le mâle et 3,90 chez la femelle. Il y a bien là l'indice d'un métabolisme plus intense et ce résultat confirme les mesures obtenues par la méthode chimique.

Les auteurs trouvent également une preuve de cette différence sexuelle de métabolisme dans la différence de sensibilité que



présentent le mâle et la femelle à l'action de divers narcotiques; alcool éthylique, acide cyanhydrique. Les travaux de CHILD (1913), ceux de CHILD et HYMAN (1919) ont en effet montré que la sensibilité d'un organisme à l'action d'un narcotique se trouve en relation très nette avec l'intensité du métabolisme et ainsi, dans une certaine mesure, le degré de résistance de l'organisme à l'action de l'acide cyanhydrique permet d'évaluer le taux de son métabolisme.

Si maintenant on étudie l'influence de la température sur la vitesse des battements du cœur, on voit que, si cette vitesse est à peu près la même pour les deux sexes aux températures basses, dès que la température s'élève, la différence s'affirme. Le sexe mâle est plus sensible à l'élévation de température et la rapidité de ses pulsations devient de 14 à 20 % plus forte que celle de l'autre sexe (Fig. X).



Explication de la figure X. Action de la température sur la vitesse des battements du cœur de *Daphnia magna*, d'après MACARTHUR et BAILLIE. N: nombre des battements du cœur par seconde. T: température. Le sexe mâle est plus sensible à l'élévation de température.

Les auteurs établissent les rapports qui existent entre le métabolisme et la durée de la vie, ils estiment que le quotient métabolique des mâles est toujours plus élevé, de 15 %, que celui des femelles. Nous ne suivrons pas MACARTHUR et BAILLIE dans leur discussion sur ce dernier sujet mais nous noterons que par l'ensemble de leurs recherches ces auteurs ont apporté diverses preuves importantes de la différence de métabolisme en faveur du sexe mâle, chez les Crustacés. Les résultats obtenus par ALPATOV et PEARL (1929) et par ALPATOV (1930) sur la durée de la vie chez *Drosophila melanogaster* se trouvent en accord avec les interprétations de MACARTHUR et BAILLIE.

HYMAN (1928) a appliqué la méthode de CHILD (1913) pour pouvoir apprécier les variations du métabolisme chez les Hydres. Quand on soumet un organisme à l'action d'une substance toxique de concentration convenable, la mort de l'organisme arrive après un temps d'action variable; en général ce temps est directement proportionnel à l'état métabolique de l'organisme. Les animaux qui ont un métabolisme élevé, une activité physiologique intense, meurent plus vite que ceux dont le métabolisme est à un niveau moins élevé.

Avec cette méthode, HYMAN a effectivement constaté que, chez les Hydres, les individus en dépression ont un métabolisme plus réduit que celui des individus normaux qui peuvent leur être comparés.

Les individus asexués qui représentent la phase de vie végétative ont un métabolisme plus élevé que celui des types sexués mâles ou femelles.

HYMAN compare les sexes au point de vue de la durée de leur résistance au toxique KCN à  $\frac{1}{200}$  M. Il obtient des résultats concordants dans ses diverses expériences; nous résumerons quelques uns de ces résultats dans le tableau ci dessous.

Durée de temps nécessaire pour obtenir la mort d'individus comparables appartenant à des sexes différents:

Mâles	Femelles
55 minutes	125 minutes
70 »	340 »
80 »	plus de 125 minutes
95 »	125 minutes
115 »	340 »
170 »	365 »
5 heures $\frac{1}{2}$	plus de 24 heures
345 minutes	» » 24 »
500 »	» » 24 »

Ainsi, chez les Hydres, le sexe femelle présente un métabolisme inférieur à celui du sexe mâle. L'auteur a en outre constaté, contrairement à son attente, que les gonades étaient les parties les plus résistantes de l'organisme sexué; les ovaires étant beaucoup plus résistants que les testicules: «Contrary to what one might expect, the gonads are the most resistant part of sexual specimens,

the ovaries being much more resistant than the testes.» Les ovaires ayant un niveau métabolique bien inférieur à celui des testicules, les différences sexuelles de métabolisme que nous avons notées dans les divers organismes seraient, si la constatation de HYMAN avait un caractère général, une expression atténuée des différences de niveau métabolique qui séparent les glandes sexuelles.

Dans l'espèce *Pelmatohydra oligactis*, l'action de KCN à  $\frac{1}{400}$  de molécule entraîne la mort de 8 femelles dans un espace de temps qui va de 5 à 9 heures tandis que 9 échantillons asexués de la même culture, pris dans la même zone, ne peuvent vivre que de 3 à 7 heures. Dans une autre expérience, sur la même espèce, 7 femelles résistent de 5 à 9 heures et 6 types asexués ne peuvent résister que de 2 à 4 heures.

La comparaison des résistances dans diverses autres espèces indéterminées donne les chiffres suivants :

type asexué 40 minutes ; mâles 55 et 95 ; femelles 155 minutes.

D'une façon générale : le type asexué est moins résistant que le type sexué ; donc les individus asexués auront un métabolisme plus élevé que celui des mâles et des femelles.

Nous allons étudier ces derniers résultats en introduisant la notion de polarisation sexuelle. Si les différences de métabolisme constatées expriment des différences de sexualité en rapport avec la polarisation déduite de l'étude de la sexualisation cytoplasmique, lorsque les conditions du métabolisme se trouveront changées dans un sens qui se rapprochera de celui qui est réalisé chez les types sexués, la polarisation des cellules sexuelles se trouvera facilitée. C'est, effectivement, ce que nous pouvons constater.

Divers auteurs ont obtenu l'apparition des gonades par abaissement de température, HYMAN confirme leurs conclusions. En abaissant la température d'une dizaine de degrés il provoque la formation des organes sexuels dans l'espèce *Pelmatohydra oligactis*. Le retour à la température de la salle entraîne la disparition rapide des gonades dont la genèse avait été ainsi déterminée. Nous interprétons ce résultat de la façon suivante. L'abaissement de température change les conditions du métabolisme général des êtres dans le sens d'une diminution. Les types végétatifs des Hydres réalisent alors en eux des conditions nouvelles

de métabolisme qui rapprochent leurs tissus des conditions réalisées dans la polarisation des cellules sexuelles et la genèse de ces cellules nous semble être une conséquence directe de la perturbation de métabolisme provoquée par l'abaissement de température.

### 6. Conclusions

Nous avons indiqué, après l'étude des Vertébrés, les raisons pour lesquelles la différence de métabolisme entre les sexes nous paraissait avoir un caractère général et nous avons dit l'intérêt que pourraient présenter des recherches faites en vue de confirmer cette généralité. Nous faisons allusion, alors, particulièrement aux travaux qui pourraient être entrepris sur le règne végétal.

En ce qui concerne le règne animal, des compléments et des précisions sur le sujet présenteront évidemment un très grand intérêt. Toutefois, l'étude que nous venons de faire nous montre qu'il n'est pas téméraire d'envisager, dès aujourd'hui, la démonstration de l'existence d'une différence de métabolisme en faveur du sexe mâle comme un fait acquis. Les types qui nous ont permis de vérifier ce fait appartiennent en effet, à des groupes très variés: Mammifères, Oiseaux, Batraciens, Poissons, Insectes, Crustacés, Coelentérés. La plupart de ces types ont été étudiés dans les différentes étapes de leur développement. Les recherches ont été faites avec des méthodes diverses et par des auteurs qui, souvent, ne se préoccupaient nullement d'établir une différence sexuelle. Cependant, les résultats obtenus ont été concordants, ils ont toujours fait apparaître, dans une espèce déterminée, une différence de métabolisme en faveur du sexe masculin.

Si, dès l'étude des Vertébrés, nous avons pu montrer que la différence sexuelle de métabolisme ne pouvait, en aucune façon, être considérée comme une simple manifestation de l'activité des hormones génitales, c'est à dire comme une espèce de caractère sexuel secondaire, après l'étude des Invertébrés, le fait apparaît tout à fait évident. On sait que, malgré les très nombreuses recherches faites sur ce sujet, l'existence des hormones n'a pu être établie chez les Invertébrés; or, puisque, dans ces organismes, la différence sexuelle de métabolisme existe, c'est bien qu'il y a une indépendance originelle entre cette différence de métabolisme et les caractères tirés des hormones.

La différence de métabolisme entre les sexes est une qualité qui précède la différenciation des hormones sexuelles; elle con-

stitue un caractère primitif et fondamental de la sexualité et nous apparaît comme étant du même ordre de généralité que la sexualisation cytoplasmique dont elle est d'ailleurs une expression.

Si le métabolisme est différent chez le mâle et la femelle d'une même espèce et cela aux diverses étapes du développement, c'est à dire bien avant qu'apparaissent les autres caractères sexuels qui résultent de la différenciation de l'organisme, c'est parceque le caractère différentiel du métabolisme constitue un caractère sexuel cellulaire.

Nous savons que le mécanisme des oxydo-réductions intracellulaires ne présente pas exactement les mêmes caractères dans l'un et l'autre sexe; c'est cette différence que fait apparaître la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation cytoplasmique. Toutes choses égales d'ailleurs, le pouvoir d'oxydation des tissus de l'organisme mâle se trouve être plus élevé que celui des tissus homologues de l'organisme femelle de la même espèce, telle est la conséquence de la différence sexuelle dans la valeur du rH intracellulaire, différence mise en évidence dans les organismes les plus divers. La qualité du tissu mâle d'avoir un pouvoir d'oxydation plus élevé se trouve évidemment en corrélation directe avec la manifestation par ce tissu mâle d'un pouvoir énergétique plus élevé et d'un métabolisme plus intense.

Ainsi, la différence de métabolisme entre les sexes exprime des caractères de même nature que la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation, l'énoncé du caractère sexuel du métabolisme constitue un aspect particulier de cette loi: dans une espèce, le sexe mâle présente un niveau métabolique plus élevé que le sexe femelle.



## CHAPITRE XI

# L'INTERSEXUALITÉ

1. L'hermaphrodisme et la polarisation sexuelle. 2. Les causes de l'intersexualité. 3. L'influence du milieu. 4. La castration. 5. La greffe. 6. Les tumeurs. 7. Le parasitisme: (a) Végétaux, (b) Crustacés, (c) Insectes. 8. La température. 9. Conclusions.

### 1. L'hermaphrodisme et la polarisation sexuelle

Dans la recherche des caractères physico-chimiques de la sexualité, nous avons essayé de mettre en évidence les différences physiques ou chimiques qui séparent un sexe de l'autre; notre étude a naturellement porté sur les espèces à sexes séparés, les êtres gonochoriques, et quand nous avons été amenés à parler des êtres hermaphrodites ce fut seulement pour montrer la généralité des caractères que l'étude des êtres gonochoriques nous avait révélé.

Parmi ces êtres gonochoriques, il s'est trouvé que les Sporozoaires, par les facilités particulières de comparaison qu'ils présentaient, ont pu nous fournir des renseignements précieux. Il y a encore une raison pour laquelle les Grégarines devaient constituer a priori un excellent matériel de recherches dans l'étude des différences sexuelles, c'est que, précisément, ces êtres réalisent vraiment le type mâle et le type femelle dans toute leur perfection; ce sont de véritables modèles d'espèces gonochoriques.

Quand nous considérons par exemple l'évolution de *Nina gracilis* et que nous voyons apparaître graduellement dans le sporadin mâle ou femelle des caractères qui marquent de plus en plus nettement, au cours de la croissance, dans la structure et dans les qualités chimiques de l'être, le caractère de son sexe, nous ne pouvons avoir aucun doute sur l'importance et sur l'irréversibilité de son empreinte sexuelle. Lorsque les Grégarines, arrivées au stade de la maturité, s'enkystent, nous avons montré

à quel degré les caractères qui séparent le mâle de la femelle étaient des différences profondes. Il n'y a pas un élément de l'organisme; noyau, chondriome, appareil de Golgi, réserves albuminoïdes, lipides, glucides, qui ne se trouve marqué du sceau de la sexualité d'une façon tout à fait nette. Ce sont là évidemment des qualités très favorables à la mise en évidence des caractères différentiels entre le sexe mâle et le sexe femelle d'une même espèce.

Si la Grégarine, arrivée à son stade de maturité sexuelle réalise si pleinement les caractères de son sexe, c'est parceque son organisme est précisément tout entier transformé pour la reproduction; il réalise à ce stade une véritable glande sexuelle. Les conditions réalisées par l'organisme pluricellulaire sont plus complexes. Nous avons été obligés de rechercher dans le Métazoaire les différences physicochimiques entre les glandes sexuelles d'une part et les différences qui pouvaient exister entre les tissus homologues du mâle et de la femelle d'autre part. Ici, en effet, l'organisme et la glande ne sont point confondus, les deux sortes de différences sont distinctes. Le Métazoaire, par la spécialisation de ses tissus, échappe en quelque sorte davantage à l'emprise d'un sexe. La complexité de son organisation lui fournit même la possibilité de posséder en lui les deux sexes, comme cela est réalisé chez les hermaphrodites, les intersexués et les gynandromorphes.

L'hermaphrodite est un être porteur des deux sortes de gonades; le même individu peut alors donner des œufs et des spermatozoïdes. Le terme intersexué a été proposé par GOLDSCHMIDT (1915) et RIDDLE (1916), il s'applique à des individus présentant dans leur ensemble un état intermédiaire entre les deux sexes, plus particulièrement à ceux chez lesquels il y a transformation de la gonade d'un sexe en gonade d'un autre sexe. Le terme gynandromorphe s'applique plus particulièrement aux êtres qui présentent un mélange des caractères sexuels secondaires, il est une forme fréquente de l'intersexualité. Les êtres hermaphrodites, intersexués et gynandromorphes réalisent toute une série d'intermédiaires entre le sexe mâle et le sexe femelle. Quelles sont les qualités physicochimiques de l'organisme qui se trouvent en corrélation avec ces divers états? L'étude de cette question est encore bien peu avancée, elle est cependant d'un intérêt considérable et il faut souhaiter qu'elle soit abordée avec une ardeur

semblable à celle qui a été apportée à l'étude des caractères morphologiques.

L'hermaphrodisme est une qualité assez répandue parmi les organismes. Dans le règne végétal la plupart des espèces sont hermaphrodites. Chez les animaux, les types qui sont normalement porteurs des deux catégories de gonades sont moins nombreux, mais ils ont une répartition assez générale. Les Bryozoaires et les Tuniciers sont hermaphrodites. Dans le groupe des Echinodermes, nous ne trouvons guère que l'ordre des Synaptères parmi les Holothuries. L'embranchement des Plathelminthes est presque entièrement constitué par des organismes hermaphrodites avec les Trématodes, les Cestodes et les Turbellariés. Parmi les Vers, nous trouvons les Oligochètes et les Hirudinées. Chez les Crustacés, presque tous les Cirripèdes et deux familles d'Isopodes, les Cryptonisciens et les Cymothoadiens. Enfin de nombreux Mollusques sont hermaphrodites.

L'hermaphrodisme peut-être réalisé avec des degrés divers; de plus, il existe dans certains groupes gonochoriques des espèces qui présentent des cas d'hermaphrodisme. Dans les étoiles de mer divers cas ont été décrits par CRÉNOT, DELAGE, RETZIUS, BUCHNER. Chez les Crustacés décapodes, ISCHIKAWA note que, dans l'espèce *Gebia major*, les mâles présentent fréquemment, en arrière des testicules, des ovaires assez développés. LA VALETTE, SAINT GEORGES a signalé des cas d'hermaphrodisme chez l'écrevisse. La crevette *Lyasmata seticaudata* offre régulièrement à la fois des ovaires et des testicules, des oviductes et des canaux déférents. SPITSCHAKOFF (1912) a signalé, chez cette espèce 400 cas d'hermaphrodisme complet, il attribue ce phénomène aux habitudes paresseuses de l'animal. Chez les Annélides polychètes, les espèces hermaphrodites sont fréquentes et parmi les espèces gonochoriques, on trouve, assez souvent, divers degrés d'hermaphrodisme.

Parmi les Vertébrés, à côté du cas classique de la Myxine, on a constaté, chez divers Poissons osseux, un hermaphrodisme net mais plus ou moins accentué. Les Serrans, les Sars, le Bogue, la Daurade ont fréquemment des glandes génitales qui possèdent à la fois ovules et spermatozoïdes. Des cas d'hermaphroditismes rudimentaires ont été signalés également chez les Perches, les Morues, les Maquereaux, les Harangs. HARMS (1926) décrit dans une espèce de Poisson le *Xiphophorus helleri* le changement de

sexe d'une femelle qui commence à s'effectuer au moment où la femelle est en train de pondre ses œufs. De nombreux cas d'hermaphrodisme rudimentaire ont été signalés chez les Batraciens par DAVENPORT (1912) et chez les Oiseaux par divers auteurs. Pour les Mammifères, PICK (1914) avait établi un inventaire qui indiquait 9 cas certains et 10 cas vraisemblables, mais il est bien probable que, depuis cette époque, le nombre de cas connus est encore plus élevé. BAKER (1928) a d'ailleurs signalé de nouveaux cas d'intersexualité chez les Porcs des Nouvelles Hébrides en distinguant de nombreux degrés dans le phénomène.

Les conditions dans lesquelles s'effectue la genèse des éléments reproducteurs chez les espèces hermaphrodites sont variables suivant les cas. Chez l'Escargot, la glande génitale renferme dans les mêmes diverticules terminaux ovules et spermatozoïdes; ailleurs, comme dans *Pecten maximus*, les évaginations de la glande qui donnent les gamètes mâles sont distinctes de celles qui donnent les gamètes femelles. Chez d'autres espèces, enfin, comme les Lombrics, les glandes sont nettement distinctes, il y a un testicule et un ovaire.

Chez certains animaux, comme l'Escargot, les deux sortes de gamètes mûrissent en même temps et en examinant la glande sexuelle, on peut trouver des spermatozoïdes mûrs à côté d'ovules parfaitement développés. Mais pour la plupart des espèces, l'hermaphrodisme est successif, la protandrie étant le cas le plus général, le testicule mûrit avant l'ovaire.

Cette revue très sommaire des divers cas d'hermaphrodisme n'est pas inutile, elle va nous permettre de dégager quelques conclusions intéressantes. Nous constatons tout d'abord que le phénomène d'hermaphrodisme chez les Métazoaires n'est pas un fait aussi exceptionnel qu'il pouvait paraître. Un organisme appartenant à une espèce gonochorique peut parfaitement être capable d'assurer la genèse des deux catégories d'éléments reproducteurs. Nous ne connaissons pas toujours avec précision les conditions physico-chimiques qui, dans l'organisme gonochorique, se trouvent corrélatives de la manifestation de sa potentialité à assurer le développement des gamètes du sexe opposé, mais nous voyons que les différences physico-chimiques et physiologiques qui existent entre les deux sexes d'une espèce ne sont pas forcément le reflet exact des différences qui séparent les gamètes

ou les gonades de l'un et l'autre sexe. L'étude des différences sexuelles physico-chimiques et physiologiques (chap. IV, VI) nous avait donné des conclusions analogues en établissant l'indépendance relative qui existe entre les gonades et l'organisme.

C'est encore une manifestation de cette indépendance relative, que fait prévoir l'existence et la généralité de l'hermaphroditisme, qui a été montrée par TERROINE et BARTHÉLÉMY (1921). Contrairement à leur attente, ces auteurs ont en effet établi que la composition des œufs ovariens de *Rana fusca*, à l'époque de la ponte, est remarquablement fixe et entièrement indépendante de l'état physiologique de la femelle.

Une des questions primordiales de la sexualité est de savoir quelles sont les conditions précises de la genèse des gamètes. Or, d'après ce que nous venons de voir, cette question ne se pose pas seulement sous la forme envisagée par nous dans l'étude des différences sexuelles (chap. VI), à savoir, la recherche des rapports qui existent entre le développement des glandes génitales et les qualités de l'organisme gonochorique assurant ce développement. Puisque nous venons de constater que l'organisme pluricellulaire gonochorique se révèle très fréquemment apte à assurer la genèse de l'un et l'autre type de gamètes, le problème doit être envisagé d'une autre façon. Il convient de fixer les qualités physico-chimiques de l'organisme qui sont corrélatives du sens dans lequel les gonades se trouvent orientées soit vers un sexe, soit vers l'autre sexe. Nous sommes donc obligés d'introduire la notion de polarisation sexuelle.

Le cas des hermaphrodites comme l'escargot et les nombreux exemples d'ovotestis signalés dans les divers groupes nous montrent que les deux sortes de gamètes peuvent parfaitement prendre naissance côte à côte; c'est donc au niveau de la cellule que nous devons chercher à préciser les différences physico-chimiques corrélatives de l'orientation sexuelle et la notion de polarisation sexuelle devra être établie dans le plan cytologique. Ainsi, la notion de polarisation sexuelle qui nous apparaît comme une conséquence logique de l'étude des hermaphrodites présente les mêmes caractères que celle qui s'est dégagée de l'étude expérimentale des Grégarines. Il n'est donc pas surprenant que les organismes pluricellulaires se soient montrés justiciables des lois de sexualisation cytoplasmique.



## 2. Les causes de l'intersexualité

Les manifestations de l'intersexualité se prêtent assez bien à l'étude des différences qui séparent les sexes. Quoique les recherches sur ce sujet aient envisagé le problème surtout au point de vue mendélien, il existe cependant un certain nombre de constatations qui constituent l'ébauche d'une étude physico-chimique de la question, c'est cette ébauche que nous nous proposons de dégager.

Nous prendrons le terme intersexualité dans son sens le plus général qui est la manifestation, dans un organisme d'un sexe déterminé, de caractères appartenant à l'autre sexe et nous essaierons de fixer non point les caractères chromosomiques ou les manifestations hormonales en rapport avec le phénomène, mais les qualités physico-chimiques de l'organisme qui peuvent se trouver en corrélation avec les diverses manifestations de l'intersexualité.

Les résultats remarquables des recherches de GOLDSCHMIDT (1920—1928) ont contribué largement à placer au premier plan des études sur le sexe les manifestations de l'intersexualité. L'auteur en croisant diverses races de *Lymantria dispar* fait apparaître tous les intermédiaires entre les deux sexes et cette gamme complète d'intersexualité est obtenue grâce à des croisements bien déterminés permettant, dans certains cas, de prévoir à l'avance le détail des anomalies qui doivent surgir. La précision de ces résultats a contribué incontestablement au succès considérable des théories émises pour en donner l'explication.

Pour GOLDSCHMIDT, c'est le rapport qui existe entre l'andrase et la gynase, substances apportées par les gamètes, qui fixe le sexe de l'œuf. Lorsque ces substances se trouvent être en quantités différentes dans les races que l'on soumet au croisement, le rapport normal entre elles se trouve changé. La fusion de gamètes provenant de races hétérogènes arrive ainsi à rompre l'équilibre normal entre les facteurs. La différence quantitative entre le facteur féminité, F, et le facteur masculinité, M, n'étant plus suffisante; la dominance de l'un des facteurs, qui assure l'apparition et la persistance de l'un des deux sexes, n'est plus assez forte. Si, au cours du développement, cette dominance insuffisante vient à changer de sens il y a apparition de l'intersexualité.

KEILIN et NUTTALL (1919) ont pu faire apparaître un grand nombre d'intersexués en croisant les deux races: *Pediculus capitis*

et *Pediculus corporis*. Les animaux obtenus donnent des formes de transition entre les deux sexes sans cependant présenter de mosaïques de caractères et en conservant, à peu près, la symétrie de leur corps.

SEXTON et HUXLEY (1921) ont obtenu, par croisement, dans leur élevage de *Gammarus chevreuxi*, 32 intersexués. Ces animaux sont génétiquement des femelles qui ont acquis progressivement des caractères masculins; d'ailleurs, l'apparition des caractères masculins n'arrête pas le développement des caractères de l'autre sexe. Il y a fréquemment atrophie des ovaires, toutefois, il n'apparaît pas de gonade mâle. C'est également par des croisements de races dans *Drosophila melanogaster* que BRIDGES (1921) a obtenu, dans la descendance, parmi 96 femelles et 9 mâles, 80 intersexués de types divers.

Les diverses interprétations données sur ces phénomènes se rattachent au mécanisme d'action des chromosomes ou aux conceptions de GOLDSCHMIDT. Cependant, RIDDLE (1927e) a fait allusion, dans son étude sur les proportions des sexes qui résultent des croisements entre races de Pigeons, à la possibilité d'une modification du métabolisme qui résulterait de l'acte du croisement lui-même (Chap. X). Nos connaissances sur le changement de métabolisme que peut entraîner le croisement de races sont encore trop vagues pour que l'étude des cas d'intersexualités obtenus par cette modalité puisse apporter des précisions sur le problème que nous avons envisagé.

L'hybridation n'est pas le seul facteur qui soit capable de provoquer l'intersexualité et des intersexués peuvent parfaitement apparaître dans les lignées parthénogénétiques comme le fait a été décrit chez les Phasmes et les Cladocères.

### 3. L'influence du milieu

Les conditions de milieu peuvent avoir une influence dans la production des intersexués. DE LA VAULX (1915—1922) a fait une étude de l'intersexualité chez les Crustacés Cladocères. Il constate que, dans l'espèce *Daphnia atkinsoni*, la pénurie alimentaire est favorable à la production des intersexués. D'une façon générale, chez les Cladocères, les pontes sont homogènes, cependant certaines contiennent des œufs mâles et des œufs femelles. Dans ce cas, un même germinarium a pu produire des œufs parthénogénétiques capables d'orienter leur développement vers

l'un ou l'autre sexe; il existe donc une période de labilité. Cette période de labilité semble se trouver prolongée par l'action de conditions défavorables, car la plupart des individus aberrants ont été observés dans les élevages faits au laboratoire.

DE LA VAILLON (1922) étudie une lignée de *Daphnia magna* qui s'était maintenue pendant huit ans sans montrer aucun cas d'intersexualité. Une intoxication apportée par le confinement a été suffisante pour amener l'apparition de formes intersexuées dès la 7<sup>ème</sup> ou 8<sup>ème</sup> ponte, les autres conditions nutritives étant restées normales. Les effets du confinement se sont fait sentir dans plusieurs générations, les anomalies intersexuelles provoquées s'étant montrées héréditaires.

L'étude des Cladocères montre que les théories chromosomiques ou la théorie de GOLDSCHMIDT ne sont pas toujours suffisantes pour expliquer les anomalies constatées dans ce groupe. DE LA VAILLON (1921) pense que l'œuf est orienté vers la production d'un sexe par un certain état métabolique déterminé, sans doute par un rapport entre la chromatine et le cytoplasme. Une modification secondaire de ce métabolisme peut changer cette orientation sexuelle. Si la labilité se manifeste dans les cellules filles, on peut avoir production de gynandromorphes.

A côté de la production d'intersexués due à l'intoxication que cause l'accumulation des produits de déchets par le confinement, on peut placer les résultats obtenus par ROSTAND (1924). Cet auteur altère la nourriture donnée aux *Carausius*, il badigeonne les feuilles de lierre, utilisées comme aliments, avec une macération aqueuse concentrée d'excréments de Phasmes. Cette opération fait apparaître des intersexués.

#### 4. La castration

Un exemple net de l'influence que la perturbation du métabolisme peut apporter à la polarisation des cellules sexuelles nous est donné par les expériences de castration chez les Oiseaux. Divers auteurs, PÉZARD, GOODALE, ZAWADOWSKY ont montré que l'ovariotomie de la Poule entraîne l'apparition de certains caractères sexuels secondaires du Coq. ZAWADOWSKY (1922) avait observé l'apparition, chez la Poule opérée, d'un organe qui ressemblait extérieurement à un testicule.

BENOIT (1923a, b) a fait l'étude de la question en pratiquant l'ovariotomie précoce chez les poulettes. Une jeune poule Leghorn

blanche est castrée à l'âge de 26 jours; elle présente à partir du 4<sup>ème</sup> mois un développement inaccoutumé de la crête et des barbillons; à l'âge de 6 mois, la crête de cette poule avait 77<sup>mm</sup> de longueur, alors que chez un animal témoin, l'organe atteignait seulement 29<sup>mm</sup>,5. L'auteur constate qu'à la place de l'ovaire droit s'est développé, chez l'animal opéré, un organe qui a la structure d'un testicule avec canaux séminifères volumineux, tous les types cellulaires du testicule adulte et même des spermatozoïdes. La spermatogénèse semble débiter normalement mais il existe des perturbations dans son évolution, car elle aboutit à des produits anormaux. Une autre poulette castrée à gauche, à l'âge de 4 jours, donne des résultats analogues; développement de la crête et apparition, à la place du rudiment de l'ovaire, d'un testicule de  $4 \times 20^{\text{mm}}$ .

BENOIT (1924) donne un nouvel exemple d'inversion sexuelle expérimentale chez la Poule. L'ablation de l'ovaire ayant, là encore, déterminé le développement d'organes sexuels mâles et l'apparition de l'hormone mâle. L'étude des Oiseaux hermaphrodites montre que, sur 21 cas bien étudiés, 11 sujets possédaient un ovotestis à gauche et rien à droite et, pour les 10 autres cas, l'oiseau avait un ovaire et un ovotestis à gauche et un testicule à droite. Les divers hermaphrodites sont tous des femelles dont l'ovaire a été arrêté dans son développement ou encore dont l'ovaire a regressé à partir d'un certain moment. On ne constate pas l'existence de mâles ayant développé des cellules sexuelles femelles. La Poule serait un hermaphrodite potentiel ce qui est en accord avec les résultats de la génétique qui considère que, chez les Oiseaux, la femelle est hétérozygote bisexuelle tandis que le mâle est homozygote. Le facteur sexuel femelle serait dominant par rapport au facteur mâle dont il assurerait ainsi l'inhibition.

DOMM (1927) a fait une étude expérimentale très complète de l'ovariotomie de la poule Leghorn brune. Il a constaté, comme BENOIT et comme ZAWADOWSKY, que la gonade droite rudimentaire de la Poule pouvait se transformer en un testicule embryonnaire. Toutefois, il ne constate pas de spermatogénèse véritable. L'auteur explique les faits constatés par le jeu des hormones; la gonade droite sécrétant une hormone masculinisante.

L'explication des phénomènes par le jeu des hormones sexuelles est cependant assez difficile à concevoir, car BENOIT (1927) nous fait remarquer que l'action inhibitrice de l'ovaire peut s'exercer

simplement par sa nature même de glande génitale, sans que la qualité de son sexe intervienne. En effet, le parenchyme testiculaire est, lui aussi, susceptible d'inhiber le développement de la gonade droite de la Poule. L'auteur ne cherche cependant par ailleurs que dans le mécanisme du jeu des hormones l'explication des phénomènes.

L'action d'un choc peut, dans une certaine mesure, être rapprochée du traumatisme causé par la castration et dans le cas du choc, si nous pouvons pressentir des perturbations probables dans le métabolisme, nous ne voyons pas du tout la preuve d'une modification dans le jeu des hormones sexuelles.

WHEELER (1928) nous signale (p. 228), d'après POULTON, un cas tout à fait curieux de production de gynandromorphisme. Chez un Lépidoptère. *Papilio dardanus*, plusieurs cas de gynandromorphismes auraient été obtenus par l'action d'un simple choc. Le choc mécanique était donné au moment où la peau de la larve étant abattue, la pupa était encore molle et instable.

### 5. La greffe

Parmi les conditions nouvelles de métabolisme que l'on peut imposer à une glande génitale se trouve la greffe. Si l'opération réussit, on peut dire que les perturbations métaboliques ainsi apportées aux cellules greffées n'ont pas été assez profondes pour tuer le tissu, mais elles peuvent être capables de modifier la polarisation sexuelle. Nous avons des exemples très nets de cette modification chez les Oiseaux et les Batraciens.

CARIDROIT et PÉZARD (1925) ont fait, de 1923 à 1925, l'étude de cinq sujets en variant leurs conditions expérimentales. Ils pratiquent l'ovariotomie de la Poule et font une greffe ovarienne autoplastique. Ils constatent alors l'apparition, dans les greffons, de cordons épithéliaux qui, partant de l'épithélium ovarique, s'isolent et s'organisent en tubes séminifères embryonnaires. Dans certaines expériences, les cordons séminifères ont occupé presque la totalité de l'organe. On constate de nombreuses mitoses dans les cordons et dans les tubes. Les auteurs attribuent l'apparition de la structure testiculaire, par néoprolifération ovarique, à la réduction de la masse ovarienne.

KOPEC (1911) avait constaté que la transplantation d'un testicule sur une chenille de *Lymantria dispar* pouvait entraîner la formation d'ovocytes. Les travaux de GUYÉNOT et ses élèves



ont bien mis en lumière l'influence des conditions nouvelles apportées par la greffe sur la polarisation des cellules sexuelles chez les Batraciens.

MEYNS (1910), le premier, a montré l'apparition d'ovocytes dans les régénérats de testicules chez la Grenouille. PONSE a retrouvé ce phénomène chez le Crapaud, non seulement dans les régénérats de testicules, mais aussi dans les greffes de cet organe. GUYÉNOT et PONSE (1923), greffent sous la peau ou dans le péritoine de Crapauds mâles castrés des testicules de Crapauds. Ils constatent, qu'au bout de quelques mois, le testicule s'est transformé en glande hermaphrodite et, dans cette glande, c'est l'ovogénèse qui est prédominante. Les canalicules séminifères qui étaient, au début de l'expérience, parfaitement normaux se sont remplis d'ovocytes à divers stades de croissance.

Dans ses recherches sur l'organe de BIDDER, PONSE (1924) a constaté, par l'étude histologique des greffes de testicules, que le greffon passe d'abord par une phase d'ovogénèse et l'on trouve alors un mélange d'ovocytes et de spermatozoïdes dans les mêmes canalicules.

DU BOIS (1927) a fait 18 greffes sous cutanées de testicules chez le Crapaud; dans tous les cas il y a une ovogénèse intracaniculaire très prononcée sous forme de nids de gros ovocytes atteignant  $150\mu$  de diamètre. Les canalicules de certaines greffes sont bourrés d'ovocytes. On peut voir dans les canalicules où l'ovogénèse est faible des cellules germinales primordiales en voie de transformation directe en ovocytes. Dans les greffes intrapéritonéales, l'auteur a constaté, pour les 10 cas étudiés, une ovogénèse parfois importante, quelques ovocytes peuvent atteindre  $170\mu$  de diamètre.

WELTI (1928) a fait une étude très complète de l'évolution des greffes de glandes génitales chez *Bufo vulgaris*. La phase d'ovogénèse passagère a été observée dans un très grand nombre de greffons. Cette ovogénèse se produit surtout entre le 5<sup>ème</sup> et le 10<sup>ème</sup> mois après l'implantation. Son intensité semble dépendre de l'intensité de la dégénérescence primitive; aussi est-elle toujours plus fréquente et plus étendue dans les greffes intrapéritonéales ou sous cutanées que dans celles implantées sur le testicule. Les cellules germinales primordiales paraissent se transformer directement en ovocytes. Parmi ces ovocytes, certains peuvent élaborer du vitellus et du pigment. Il s'agit, incontestablement,

blement, de véritables ovocytes et l'interprétation de SWINGLE (1922) qui voulait y voir une dégénérescence oviforme des spermatogonies est tout à fait inacceptable.

WELTI a fait, en outre, 150 greffes ovariennes, dans les conditions les plus variées, sans avoir pu jamais remarquer la moindre trace du phénomène réciproque qui serait l'apparition de la spermatogénèse. Chez les Batraciens anoures, l'intersexualité n'apparaît que dans la gonade mâle.

Dans le groupe des Batraciens urodèles des phénomènes semblables ont été constatés. DU BOIS (1927) a noté l'existence d'ovogénèse dans les régénérats de testicules chez le Triton. Cette manifestation de l'intersexualité est ici plus localisée que chez les Anoures. Les ovocytes, qui ont en général  $100\mu$ , sont isolés les uns des autres, rarement groupés par deux ou trois. Dans quelques cas, cependant, l'auteur a rencontré des groupes de six à sept ovocytes dont certains avaient  $150\mu$  de diamètre. DU BOIS et DE BEAUMONT (1927) ont observé l'intersexualité dans les testicules greffés ou en régénération, chez *Triton cristatus*. Le testicule présente alors une poussée localisée d'ovogénèse qui paraît être une réaction spécifique aux nouvelles conditions de croissance du tissu germinal.

DE BEAUMONT (1929) a repris la question pour en faire une étude complète. Il montre que l'intersexualité peut, pour les régénérats, comme pour les greffons, prendre des valeurs très diverses. Elle peut se manifester par la présence de quelques ovocytes seulement ou prendre, au contraire, de grandes proportions. Dans certaines greffes de testicules, l'auteur a trouvé des ovocytes de  $400\mu$ . Le seul greffon et le seul régénérat d'ovaires étudiés n'ont, par contre, manifesté aucun signe d'intersexualité.

Ainsi, l'intersexualité, chez les Batraciens, peut se manifester aussi bien chez les Urodèles que chez les Anoures, mais elle porte toujours sur la gonade mâle. GUYÉNOT et PONSE (1923—1927) relie ce fait à l'hétérozygotie du sexe mâle chez les Batraciens. L'intersexualité phénotypique de la gonade pourrait se manifester chaque fois que les conditions générales du métabolisme seraient modifiées par la greffe ou lors de la régénération. Inversement, l'ovaire, supposé homozygote pour les facteurs de féminité ne se transformerait jamais en testicule par la greffe. Chez les Oiseaux c'est le sexe femelle qui est hétérozygote, or, c'est bien l'ovaire qui, par greffe ou régénération, peut donner des poussées

testiculaires, extériorisant ainsi la bipotentialité génétique du sexe femelle.

L'interprétation donnée par GUYÉNOT et PONSE est tout à fait satisfaisante au point de vue génétique, mais elle ne nous apporte aucun éclaircissement sur l'aspect physico-chimique de la question. Les divers auteurs qui ont étudié la production de l'intersexualité par le phénomène de la greffe attribuent les modifications sexuelles constatées aux nouvelles conditions générales du métabolisme, mais aucun d'eux n'a cherché à préciser quels étaient les caractères de ces modifications du métabolisme. Il faut reconnaître d'ailleurs que le problème paraît complexe et difficile.

RIDDLE (1927c) pense pouvoir expliquer l'ovogénèse constatée dans les greffes de testicules de Batraciens par la différence de métabolisme qui existe entre les sexes. Il y a un défaut de vascularisation qui suit la transplantation du testicule, les cellules qui survivent, dans ce tissu, se trouvent, de ce fait, dans des conditions qui réalisent un niveau métabolique inférieur, elles se développent alors en ovules, le sexe femelle étant, en effet, caractérisé par un niveau métabolique moins élevé. Cette explication est insuffisante car elle est en désaccord avec les résultats obtenus chez les Oiseaux. Si, en effet, le défaut de vascularisation consécutif à la greffe entraîne les conséquences imaginées par RIDDLE, comment le même défaut de vascularisation, qui doit évidemment se retrouver dans les greffes d'ovaires chez les Oiseaux, entraînerait-il une transformation dans le sens mâle ? Ici, en effet, l'ovaire se transforme partiellement en testicule.

En ce qui concerne les Mammifères, nous ne savons rien de précis sur les conditions du métabolisme qui se trouvent corrélatives de la production des hermaphrodites par transplantation et influences hormoniques dans les expériences de SAND (1922). Il serait également fort intéressant de connaître l'influence que peut jouer la nutrition avec l'écorce de surrénales dans la réalisation de l'hermaphroditisme expérimental obtenu par SEEMANN (1926) sur les Cobayes.

Parmi les constatations faites par les auteurs au sujet des phénomènes d'intersexualité obtenus par les greffes, chez les Oiseaux, nous relevons toutefois la constatation suivante de BENOIT: « Dans les régénérats et greffons ovariens où les ovocytes diminuent progressivement de nombre et même disparaissent, j'ai observé

que les cellules interstitielles riches en graisses (luteal cells de PEARL et BORING) perdaient leurs enclaves lipoides et acquéraient une structure analogue à celle des cellules interstitielles d'un testicule normal. Enfin, dans les mêmes conditions expérimentales, j'ai vu les vestiges des cordons médullaires se transformer en cordons médullaires d'aspect mâle et en tubes d'aspects sertoliens. Ces cordons et tubes mâles peuvent également naître d'une néoprolifération de l'épithélium superficiel de l'ovaire» (BENOIT 1926, p. 1572).

Nous ne suivons pas l'auteur dans les déductions qu'il tire de cette observation, mais nous soulignerons la contemporanéité de deux phénomènes. Au moment où la prolifération des cellules sexuelles du greffon va se manifester dans le sens mâle, les conditions dans lesquelles sont ces cellules, au point de vue des réserves lipoides et graisses dont elles pourront disposer, se trouvent précisément être plus éloignées des conditions du sexe femelle pour se rapprocher de celles du type mâle. Il y a dans ce phénomène d'intersexualité une vérification de la 2<sup>ème</sup> loi de sexualisation cytoplasmique.

## 6. Les tumeurs

L'apparition de tumeurs dans l'organisme entraîne des perturbations dans le métabolisme. Divers cas d'hermaphrodisme en corrélation avec l'existence de tumeurs ont été signalés. GUDERNATSCH (1910) décrit le cas d'une cuisinière de 40 ans qui, atteinte de deux tumeurs inguinales, avait acquis certains caractères du sexe masculin, en particulier, le développement d'un testicule infantile et SELLHEIM (1925) cite le cas d'une femme de 43 ans qui avait acquis peu à peu les caractères sexuels secondaires masculins. Elle avait une tumeur ovarienne; après l'ablation de la tumeur, les caractères virils ont disparu.

D'après MURISIER (1923), une tumeur paraoviductaire chez la Poule a pu faire apparaître divers caractères sexuels secondaires du Coq. Il ne s'agit ici que d'une intersexualité superficielle puisque l'ovaire a simplement cessé de s'accroître, et l'auteur n'a pas constaté la genèse d'un ovotestis. Cependant, le néoplasme semble avoir accaparé toute la graisse disponible. Nous nous trouvons donc, d'après la 2<sup>ème</sup> loi de sexualisation cytoplasmique, en présence d'un métabolisme qui s'est éloigné du type femelle pour se rapprocher de celui qui est réalisé chez le mâle et l'apparition

des caractères sexuels mâles nous semble être une conséquence directe de ce changement de métabolisme.

### 7. Le parasitisme

L'action du parasitisme peut parfaitement provoquer l'apparition de phénomènes d'intersexualité. De nombreux exemples de ce fait ont été décrits dans des groupes assez variés. Comme, d'autre part, les perturbations du métabolisme qu'entraîne l'action des parasites ont fait l'objet de recherches assez étendues, nous pouvons réunir, sur ce sujet, des résultats assez nombreux et assez précis pour envisager le problème de l'intersexualité au point de vue physico-chimique. Nous nous arrêterons donc assez longuement sur cette étude.

(a) *Végétaux*. — MAGNIN (1888) et GIARD (1886, 1888) ont étudié l'action du champignon *Ustilago anthracinum* sur la plante *Melandryum album*. Cette plante est normalement dioïque, d'où le nom de *Lychnis dioica* qui lui est aussi attribué. La fleur jeune est hermaphrodite mais, sur certains pieds, les ovaires avortent, sur d'autres, les étamines restent rudimentaires. Quand le champignon parasite se développe sur un pied femelle, il provoque, sur ce pied, la croissance des étamines. Ainsi, la plante redevient hermaphrodite par l'action du parasitisme.

GIARD, dans ses études sur la castration parasitaire, a longuement insisté sur l'action des parasites, il cite des exemples de modifications de la sexualité causées par l'action parasitaire. Dans un échantillon de *Carex procoxa*, parasité par *Ustilago caricis*, le champignon avait provoqué la formation d'ovaires dans un épi mâle, c'est à dire une action inverse de celle obtenue chez le *Lychnis*. KELLERMANN et SWINGLE (1889) décrivent des faits analogues dans les Graminées du Kansas parasitées par des *Ustilaginées*. Le *Tilletia Buchloëana* attaque seulement les plantes mâles des *Buchloë dactyloides* et produit le développement anormal de gros ovaires globuleux. L'*Ustilago andropogonis* infeste l'*Andropogon provincialis* et l'*Andropogon hallii*. Il se développe non seulement dans les fleurs sessiles hermaphrodites mais, souvent aussi, dans les fleurs pédonculées mâles; dans ce dernier cas, le parasite provoque l'apparition d'ovaires allongés (GIARD, 1889).

Chez les Graminées et les *Carex*, le parasitisme peut donc provoquer l'apparition des organes femelles sur des plantes mâles. Ne devons nous pas rapprocher ces faits de l'action qu'exerce le



pollen d'orchidée. Le tube pollinique se comporte en parasite sur la fleur femelle, or les ovules des Orchidées n'achèvent jamais leur développement que par l'effet de la pollinisation. Chez *Dendrobium nobile* et quelques autres espèces, les ovules ne se développent que par l'action que les tubes polliniques exercent sur les tissus de la plante mère.

La présence d'un parasite dans les tissus d'une plante entraîne incontestablement des modifications dans le métabolisme de cette plante. Quelle est la nature de ces modifications et dans quelle mesure sont elles corrélatives des perturbations de la sexualité?

Les travaux de NICOLAS (1913—1920) nous montrent l'influence des parasites sur l'assimilation et la respiration. En ce qui concerne la transpiration, la plupart des auteurs concluent que, sous l'influence d'un parasite, elle peut, soit augmenter, soit diminuer (WEISS 1924). Dans tous les cas, les répercussions du parasitisme sur le métabolisme général peuvent être appréciées par les modifications que subissent les grandes fonctions de la vie du végétal. Nous nous arrêterons plus particulièrement à l'étude des Ustilaginées puisque l'action de ces Champignons s'est montrée capable de provoquer l'intersexualité.

Un travail de KOURSSANOW (1928) étudie précisément l'influence de *Ustilago tritici* sur la physiologie du froment. Les conclusions de l'auteur sont les suivantes: La plante parasitée présente une respiration plus énergique et la différence d'intensité respiratoire avec une plante normale peut atteindre 40 %, au moment où l'épi s'épanouit. Le quotient respiratoire est peu modifié. L'assimilation du gaz carbonique est plus énergique, dans les proportions de 4 à 40 %. La transpiration des plantes malades dépasse de 20 à 23 % celle des exemplaires sains correspondants. Ainsi, toutes les grandes fonctions du végétal subissent une perturbation sous l'action du parasite. L'influence sur le métabolisme des réserves hydrocarbonées a été étudiée. Chez les plantes saines, la proportion des sucres solubles dans la masse des réserves glucides est de 70 %; cette proportion est de 93 % chez les plantes parasitées. Le rapport entre les hydrocarbures solubles et l'amidon, dans les plantes infestées, se trouve donc modifié en faveur des sucres solubles.

L'étude des différences générales sexuelles physico-chimiques montre l'existence de différences dans le métabolisme des glucides, suivant le sexe considéré, dans le règne animal. Si cette différence

sexuelle a un caractère général nous pouvons pressentir une corrélation possible entre la modification du métabolisme des glucides que subit la plante parasitée et les perturbations de la polarisation sexuelle dont cette plante est le siège. Des recherches dans cette voie pourraient être intéressantes.

On sait qu'une des modifications les plus nettes qu'entraîne la présence d'un champignon parasite est un changement dans la valeur de la pression osmotique de l'hôte. La présence du parasite abaisse le point de congélation du suc cellulaire c'est à dire augmente la concentration et par suite la pression osmotique de ce suc. «En dernière analyse, l'action destructive du parasite se ramène le plus souvent à un phénomène de perturbation osmotique» (BEAUVÉRIE 1928, p. 268). Que ces conditions nouvelles puissent avoir une répercussion sur la polarisation sexuelle, c'est là une hypothèse fort plausible puisque nous savons que la différence de pression osmotique est précisément une différence sexuelle physiologique chez les Végétaux (SPRECHER 1913, chap. VI). La encore, nous manquons de données suffisamment complètes pour établir avec précision des corrélations que nous pouvons pressentir mais dont l'existence n'est pas encore nettement démontrée.

Le champignon parasite peut enfin produire des perturbations cytologiques dans le chondriome ou les plastes des cellules de l'hôte. Les découvertes de GUILLIERMOND (1919) ont établi que ces perturbations se trouvent en relation avec la valeur de la tension osmotique. BEAUVÉRIE (1928) montre que l'action d'un parasite, par la perturbation de pression osmotique qu'il occasionne, peut entraîner la dissociation et la vésiculisation du complexe colloïdal qui forme les plastes. C'est cette dégénérescence des plastes qui est, d'après l'auteur, la cause d'une des conséquences du parasitisme, l'apparition de gouttelettes de graisse. L'enrichissement en graisses des tissus par l'action du parasitisme est un phénomène fréquent et KARBUSCH (1926) avait déjà insisté sur ce fait dans son étude sur les blés parasités par *Puccinia glumarum*.

L'enrichissement en graisses des tissus parasités modifie les conditions du milieu nutritif des cellules et nous savons, d'après la 2<sup>ème</sup> loi de sexualisation cytoplasmique, que, dans ces conditions nouvelles, la polarisation des cellules sexuelles vers le sexe femelle se trouve favorisée. Or, il y a des cas d'intersexualité qui correspondent à cette polarisation nouvelle, ceux de *Buchloë dacty-*

*loides*, d'*Andropogon provincialis*, d'*Andropogon hallii* étudiés plus haut et celui du *Carex procoxa* décrit par ROZE et rappelé par MAGNIN (1888). Il est rationnel de considérer que le développement anormal des ovaires chez ces diverses plantes est une conséquence directe de l'enrichissement en graisses provoqué par le parasitisme et qu'il est l'expression de la nouvelle polarisation sexuelle qui résulte de ces conditions physico-chimiques nouvelles.

Une objection se présente toutefois au sujet de cette interprétation. Nous savons en effet que dans l'espèce *Lychnis dioica* l'action du parasite *Ustilago antherarum* entraîne le développement des étamines. Cette objection aurait une réelle valeur s'il était démontré que la production des graisses est une conséquence fatale du parasitisme chez les Végétaux, mais il n'en est rien. Les effets du parasitisme se manifestent en effet, chez les plantes, suivant deux modalités très différentes. Le premier cas, le plus fréquent, est celui que nous venons d'examiner, mais il y a un deuxième cas dans lequel le parasite n'entraîne pas la dégénérescence des plastes mais semble au contraire stimuler leur activité. Cette deuxième modalité de l'action du parasitisme a été décrite par DUFRÉNOY (1926), par MORQUER (1927), par BEAUVERIE (1928), par BEAUVERIE et CORNET (1930). Ici, il n'y a plus production de graisses. Le métabolisme de la plante parasitée peut cependant être changé puisqu'on a constaté une production supplémentaire d'amidon. Cette perturbation du métabolisme favoriserait elle la polarisation des cellules dans le sens mâle, le fait est parfaitement possible.

L'insuffisance de nos connaissances relativement aux conditions précises des perturbations physico-chimiques provoquées par le parasitisme, dans les espèces où se manifeste l'intersexualité, ne nous permet pas encore de donner des conclusions définitives relativement au mécanisme précis suivant lequel les perturbations du métabolisme de l'hôte peuvent être en corrélation avec la nouvelle polarisation sexuelle. Nous devons toutefois remarquer que l'étude faite ci dessus nous a permis d'envisager le problème de l'intersexualité à des points de vue très différents de ceux qui font l'objet habituel des préoccupations des chercheurs.

La notion de sexualisation cytoplasmique nous a permis de concevoir un lien précis entre des phénomènes qui semblaient être tout à fait indépendants les uns des autres, l'enrichissement en graisses causé par le parasitisme et la polarisation sexuelle

vers le sens femelle, mais le problème peut-être envisagé sous d'autres aspects. Une étude précise des variations de la tension osmotique, la mesure des fluctuations dans la teneur en hydrates de carbone pour les divers cas d'intersexualité permettront d'apporter des clartés nouvelles importantes sur les rapports incontestables, et d'ailleurs incontestés, que présentent les perturbations du métabolisme général de l'individu et les modifications de ses caractères de sexualité.

(b) *Crustacés*. — GIARD (1886—1889) a décrit, dans une série de recherches, les diverses modifications que la présence de parasites Cirripèdes et Bopyriens peut provoquer sur les caractères sexuels des Crustacés. L'auteur a rapproché ces modifications des transformations analogues observées chez les Végétaux et il en a donné une interprétation générale basée sur la castration parasitaire. Les conceptions de GIARD à ce sujet ne peuvent pas être acceptées mais cet auteur a eu le grand mérite d'attirer l'attention des chercheurs sur une série de faits dont la connaissance présente une grande importance pour la Biologie générale.

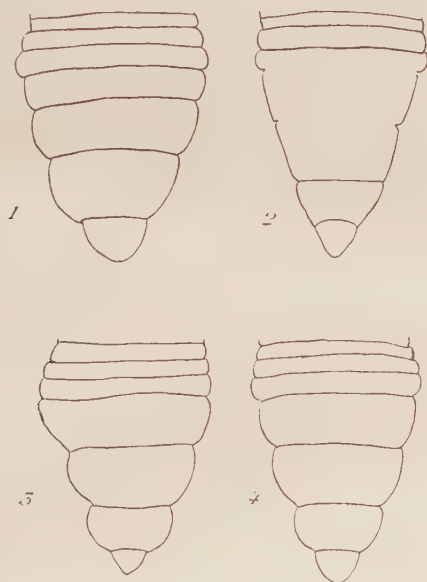
GIARD (1887) étudiant l'action des parasites sur les Crustacés décapodes a montré qu'un jeune crabe mâle infesté par une Sacculine prend les caractères extérieurs du sexe femelle.

Parmi les caractères sexuels secondaires des Crustacés décapodes brachyures, le plus visible porte sur la forme de l'abdomen. Chez la femelle, cet organe est large et ovale; chez le mâle, il est étroit, trapézoïdal ou triangulaire. L'abdomen se compose de 7 somites, les deux premiers (1 et 2) portent des stylets copulateurs chez le mâle, tandis que chez la femelle les somites 2, 3, 4 et 5 sont munis de pattes plumeuses destinées à maintenir les œufs. Dans certaines espèces, chez *Carcinus moenas* et chez les *Portunus*, le mâle présente une soudure des somites 3, 4, 5- de sorte que l'abdomen du mâle ne paraît plus formé que de cinq segments. Enfin, les pinces sont généralement plus développées chez le mâle.

Par l'action du parasite, les caractères sexuels extérieurs se modifient. Les stylets copulateurs sont fréquemment atrophiés et l'aspect de l'abdomen du mâle se rapproche de celui de la femelle. L'ensemble de l'organe, sans atteindre exactement la largeur qu'il présente dans le sexe femelle, est cependant beaucoup plus large que chez les mâles normaux. La soudure des anneaux 3, 4 et 5, si caractéristique du sexe mâle, s'est nettement atténuée.

Les anneaux sont faiblement mobiles et leurs contours sont bien délimités, rappelant tout à fait le type des anneaux correspondants de la femelle (Fig. XI et fig. XII).

Les modifications ainsi provoquées par le parasitisme sont d'autant plus profondes que le Crabe a été infesté à un âge plus jeune. Chez les Pagures, GIARD a noté que les mâles parasités par un Epicaride, *Phryxus paguri*, peuvent acquérir des appendices abdominaux du type femelle.



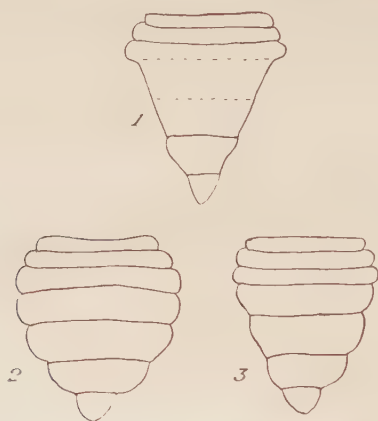
Explication de la figure XI. *Carcinus maenas*; 1: femelle, 2: mâle, 3: mâle infesté par *Sacculina*, 4: mâle infesté par *Entione* (d'après GIARD).

POTTS (1906, 1909) a étudié les Pagures parasités par les *Peltogaster*; là encore les mâles parasités prennent l'aspect extérieur des femelles. Dans l'espèce *Eupagurus meticulosus* parasitée par *Peltogaster curvatus*, les effets constatés sont tout à fait analogues à ceux que la Sacculine provoque chez les Crabes. De plus, POTTS a constaté une réduction de taille dans les gonades et la possibilité d'une inversion sexuelle, de petits ovules peuvent apparaître dans le testicule. L'action du parasitisme peut donc provoquer des manifestations des divers degrés de l'intersexualité chez les



Crustacés. Mais ce sont surtout les études de SMITH (1906—1910) sur le Crabe *Inachus mauritanicus* parasité par le Cirripède, *Sacculina neglecta* qui ont fait apparaître, sur un matériel très abondant, les divers aspects de ces manifestations d'intersexualité.

Il se trouve que, chez les *Inachus*, les différences sexuelles sont encore plus marquées que dans les types dont nous avons parlé jusqu'ici et les phénomènes de modifications des caractères sexuels apparaissent encore plus frappants. L'abdomen de l'*Inachus*



Explication de la figure XII. *Portunus holsatus*; 1: mâle, 2: femelle, 3 mâle infesté par *Sacculina* (d'après GIARD).

femelle est large, arrondi, il porte à chaque segment une paire d'appendices pennés, destinés à soutenir les œufs. Chez le mâle, au contraire, l'abdomen est rectangulaire et étroit et les appendices sont réduits à une paire de stylets copulateurs, placés à la partie antérieure de l'abdomen.

Les mâles porteurs de Sacculines présentent tous les intermédiaires entre l'abdomen de leur sexe et celui des femelles. Certains ont acquis tous les appendices ovigères femelles et comme ils ont parfois perdu les vestiges des stylets copulateurs, que leurs pinces ont acquis un caractère féminin par la réduction de leur taille, seule la dissection permet de déceler leur sexe. Si nous ajoutons que la dissection elle-même donne parfois des renseignements peu concluants parce que les testicules et les canaux défé-

rents se trouvent atrophiés, nous voyons que tous les stades de l'intersexualité se trouvent réalisés par l'action graduelle du parasite. L'inversion sexuelle peut, en outre, se manifester sur les gonades. Quand un Crabe mâle s'est débarrassé de sa Sacculine, ses glandes génitales en voie de reconstitution peuvent donner de jeunes oocytes.

Ainsi, les Crabes constituent un matériel particulièrement favorable pour l'étude de l'intersexualité, puisque, sur de nombreux exemples, nous pouvons noter les étapes graduelles de ce phénomène et cela jusqu'à la production de cellules germinales du sexe opposé, c'est à dire jusqu'à l'inversion sexuelle. C'est l'action graduelle du parasitisme qui réalise ainsi les transformations successives des caractères d'un sexe en ceux du sexe opposé; l'action se manifestant tout d'abord sur le soma et plus tard sur les glandes génitales. Cette marche dans la succession des phénomènes semble bien être générale chez les Arthropodes, car dans des circonstances semblables, c'est une évolution analogue qui s'effectue chez les Insectes.

Quelle interprétation pouvons nous donner de l'ensemble des faits remarquables décrits chez les Crustacés ?

L'explication donnée par GIARD ne peut-être retenue. Il ne s'agit pas de castration parasitaire comme le montre le travail de COURRIER (1921) sur les *Carcinus moenas* infestés par *Sacculina carcini*. Dans la majorité des cas le testicule des Crabes parasités est en activité, les canaux déférents renferment des spermatophores. Il y a des mâles dont l'abdomen a nettement pris les caractères femelles et qui ont cependant les testicules avec tous les éléments de la lignée germinale et de nombreuses mitoses. Ces testicules sont seulement un peu moins volumineux que ceux des Crabes normaux. COURRIER montre aussi que les perturbations apportées par la Sacculine ne peuvent s'expliquer par une action mécanique; il existe des *Carcinus* mâles qui, parasités par un Bopyrien le *Portunion moenadis*, acquièrent les caractères de l'abdomen d'une femelle; cependant, ici l'action mécanique ne peut-être invoquée. La seule interprétation qu'on puisse donner de ces phénomènes est qu'ils sont la conséquence des modifications du métabolisme apportées par la présence du parasite.

Ces modifications du métabolisme ont été fixées par SMITH quand il a montré que la composition du sang d'un Crabe mâle parasité présente une teneur en graisses analogue à celle du Crabe

femelle. On pouvait faire, autrefois, à cet auteur, l'objection d'ailleurs peu vraisemblable que voici: la composition du sang est peut-être une conséquence de l'inversion sexuelle. Cette objection n'a plus, aujourd'hui aucune valeur parce que si SMITH n'a pas démontré que la production d'une plus grande quantité de graisse était la conséquence directe du parasitisme et non du changement d'état sexuel, cette preuve a été fournie depuis et nous savons que, chez un arthropode, *Scolopendra cingulata*, l'action des parasites provoque la genèse de lipoides et de graisses, sans aucune modification de la sexualité (JOYET-LAVERGNE 1925b).

Les notions de polarisation sexuelle et de sexualisation cytoplasmique permettent d'apporter à la conception de SMITH des précisions et un caractère de généralité qui en augmentent nettement la portée, aussi est ce en nous appuyant sur ces deux notions que nous donnerons l'interprétation des phénomènes d'intersexualité chez les Crustacés.

Lorsque le phénomène d'inversion sexuelle se manifeste dans la glande génitale du Crabe, il est la conséquence du changement de milieu interne, mais d'autres manifestations d'intersexualité avaient déjà traduit cette influence des conditions nouvelles du métabolisme sur les caractères sexuels. Le changement du milieu intérieur, conséquence de l'action du parasite, place les cellules germinales dans des conditions physico-chimiques nouvelles. Comment ces conditions nous permettent elles d'expliquer la polarisation sexuelle nouvelle qui fait apparaître des oocytes là où normalement se développait la spermatogénèse? Les résultats des remarquables recherches de SMITH, de ROBSON et de PERKINS vont nous permettre d'apporter une réponse précise à cette question.

SMITH (1911 à 1914) et ROBSON (1911) ont étudié avec beaucoup de précision les changements chimiques que la présence de la Sacculine apporte au métabolisme du Crabe parasité. Ils ont utilisé des méthodes diverses et ont obtenu des résultats concordants qui sont considérés comme définitifs. La maturation des ovaires dans le Crabe femelle est corrélative de l'apparition d'un abondant matériel de graisses dans le foie et dans le sang. D'autre part, le sang de la femelle possède une lutéine jaune tandis que le sang du mâle adulte renferme de la tétronérythrine ce qui lui donne une coloration rosée surtout à l'époque de la mue. La teneur

du sang en graisse est 0,059 % chez les mâles à sang incolore, 0,086 % chez les mâles à sang rose, tandisqu'elle est de 0,198 % chez les femelles à sang jaune. Les variations de la teneur du foie en graisse sont parallèles à celles du sang, elles oscillent de 4 à 13 %; la teneur est plus faible chez les mâles que chez les femelles. Quand un Crabe est sacculiné il prend les caractères chimiques d'une femelle. La teneur du foie en graisse passe de la moyenne de 10,02 % à une moyenne de 13,59 %. Le sang du mâle sacculiné ressemble à celui d'une femelle: en particulier, sa teneur en graisse est voisine de celle d'une femelle.

Puisque la composition du sang d'un Crabe mâle se trouve modifiée par le parasitisme dans un sens tel que sa teneur en graisse le rapproche du type d'un sang femelle, les conditions de milieu dans lesquelles vont évoluer les cellules de l'organisme se trouvent changées. En particulier, pour les cellules germinales, nous nous sommes rapprochés des conditions de polarisation vers le sexe femelle, d'après la 2<sup>ème</sup> loi de sexualisation cytoplasmique, puisque le matériel en graisse à la disposition des cellules est devenu plus abondant. Aussi nous devons envisager l'inversion sexuelle constatée et l'apparition des ovules dans les testicules, comme des conséquences de la polarisation que prévoit la sexualisation cytoplasmique.

Il se trouve que pour le cas des Crabes on a pu constater que cette polarisation sexuelle est précisément aussi en accord avec l'énoncé de la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation cytoplasmique.

On sait (chap. VII) que les divers tests utilisés jusqu'ici comme réactifs chimiques du sexe ont tous la même signification générale et qu'ils expriment une même différence entre les pouvoirs d'oxydo-réduction des produits d'origine femelle et de ceux d'origine mâle d'une même espèce, si bien que nous pouvons considérer que ces divers tests réalisent, par des méthodes diverses, les vérifications de la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation cytoplasmique.

PERKINS (1927) a eu l'heureuse idée d'appliquer les 3 catégories de tests suivants: 1<sup>o</sup> tests FALK et LORBERBLATT, 2<sup>o</sup> réactions JOYET-LAVERGNE, 3<sup>o</sup> réaction MANOÏLOFF, à l'étude des crabes parasités. Il a constaté que, d'une façon constante, le sang du Crabe mâle, porteur d'un parasite, donnait avec tous les tests une réaction du type féminin. Ainsi, les perturbations du métabolisme introduites par le parasitisme apportent dans le milieu intérieur des conditions d'oxydo-réduction qui, d'après la

1<sup>ère</sup> loi de sexualisation, rapprochent le milieu intérieur du Crabe mâle parasité des conditions de polarisation dans le sens femelle.

L'accord des résultats apportés par ces divers auteurs avec les prévisions que l'on pouvait déduire des lois de sexualisation cytoplasmique pour la polarisation sexuelle de l'organisme nous montre que les phénomènes d'intersexualité peuvent être susceptibles d'une interprétation physico-chimique ayant une grande généralité.

D'autre part, PERKINS a aussi constaté que les divers tests donnent des réactions du type féminin avec les Crabes mâles parasités, même chez les animaux dont la morphologie n'est pas encore modifiée par le parasitisme. L'apparition rapide des modifications chimiques du milieu intérieur sous l'influence du parasitisme, alors qu'aucun signe de perturbation sexuelle ne s'est encore manifesté est une constatation importante. Elle confirme bien notre interprétation et puisqu'il a été démontré, au sujet de l'étude de la réaction de MANOÏLOFF, que l'interprétation des tests chimiques du sexe ne pouvait, en aucune façon, se rattacher à la présence d'une hormone, il reste acquis que ce sont bien les modifications du métabolisme dont nous avons précisé plus haut la nature qui sont directement responsables des phénomènes d'intersexualité.

Il est possible d'ailleurs, à la lumière de ces diverses constatations, d'envisager pour la polarisation sexuelle un sens encore plus général que celui qui nous a particulièrement préoccupé jusqu'alors. Puisque les caractères somatiques sexuels se trouvent eux mêmes modifiés dans le sens prévu par les lois de sexualisation, on peut concevoir que l'énoncé de ces lois doive s'interpréter dans un sens très général comprenant non seulement la polarisation des cellules germinales mais aussi la polarisation sexuelle des cellules du soma.

(c) *Insectes*. — J. PÉREZ (1886) a décrit avec soin les modifications anatomiques des Andrènes parasités par les Stylops. Dans la forme de la tête, la teinte de l'abdomen, la disposition des pattes postérieures et la brosse, chacun des deux sexes perd une partie au moins des attributs qui le caractérisent et tend à acquérir ceux du sexe opposé. Chez une Andrène femelle styloposée les tubes ovariens sont complètement arrêtés dans leur développement et les œufs n'y achèvent jamais leur évolution normale, la femelle styloposée est inapte à se reproduire. Chez le



mâle, l'atrophie ne frappe ordinairement que le testicule du côté où se trouve le parasite; les cellules spermatiques se segmentent mais sans produire de spermatozoïdes. Le testicule du côté opposé atteint son volume normal, il est même distendu par une énorme quantité de sperme. Le mâle stylopisé peut donc s'accoupler efficacement.

SMITH et HAMM (1915) ont repris l'étude des *Andrènes* parasités par les *Stylops*, ils ont confirmé la plupart des résultats annoncés par J. PÉREZ. Dans tous les cas observés ils ont noté une réduction de l'ovaire et la stérilité de cet organe. Les ovaires des animaux stylopisés ne pondent jamais d'ovules. L'effet du parasite sur les organes génitaux mâles est plus faible, les testicules donnent généralement des spermatozoïdes normaux. Au point de vue des caractères sexuels secondaires, les auteurs ont trouvé des modifications analogues à celles déjà décrites. Dans les espèces *Andrena labialis* et *Andrena chrysosceles*, le mâle a sur la tête une tache jaune alors que la femelle possède, à la même place, une tache noire. Or, l'action du parasite *Stylops* provoque, chez la femelle, l'apparition de la tache jaune du sexe mâle et inversement, chez les mâles parasités, la tache jaune caractéristique du sexe devient nettement plus sombre. L'apparition de la tache jaune, caractéristique du sexe mâle, sur l'Insecte femelle réalise incontestablement l'acquisition, par cet Insecte, d'un caractère sexuel secondaire du sexe opposé.

SMITH et HAMM ont essayé de préciser le mode d'action du parasite, ils montrent que leurs résultats et ceux de PERKINS R. C. L. (1905) concordent pour établir que les modifications dues aux *Stylops* sont indépendantes du sexe du parasite et qu'ainsi il serait peu rationnel d'attribuer les modifications de l'hôte à l'action d'une hormone qui serait sécrétée par le *Stylops*.

SALT (1927) a fait une étude d'ensemble de la question de la stylopiisation sur les Hyménoptères. Il montre que les divers cas examinés ne peuvent être interprétés comme des castrations parasitaires. Il s'agit bien là, en réalité, de véritables intersexués. Les effets du parasitisme sont très différents suivant les espèces considérées parceque ces espèces présentent des sensibilités très diverses. La stylopiisation provoque une véritable inversion des caractères sexuels secondaires chez divers types: *Andrena*, *Odynerus*, *Ancistrocerus* et *Spheg*. Son action est à peine sensible chez les Polistes. L'auteur confirme, pour la transformation des

organes génitaux chez les *Andrènes*, les observations de ses devanciers. Chez les *Polistes* les organes génitaux ne semblent pas affectés par la présence du parasite.

SALT a en outre précisé les modifications qui interviennent dans la vitesse du développement, la longévité, la vitalité générale, les instincts sexuels. Il envisage ainsi la question de l'intersexualité à un point de vue général et essaye de préciser la signification des faits constatés ce qui augmente l'intérêt de son travail.

Les multiples modifications que l'action du parasitisme peut apporter aux Hyménoptères étudiés sont des manifestations des perturbations apportées à la nutrition interne de l'hôte. Les résultats négatifs obtenus dans les recherches sur les hormones génitales chez les Insectes ne permettent pas d'envisager ici une explication analogue à celle que l'on pourrait songer à invoquer pour des Vertébrés comme les Mammifères, les Oiseaux ou les Batraciens. Les changements qui se manifestent ici dans les caractères sexuels, par l'action du parasitisme, ne peuvent être la conséquence des modifications d'un mécanisme hormonal puisque, chez les Insectes, les hormones sexuelles n'existent pas.

SALT étudie les perturbations du métabolisme apportées par le parasitisme dans des organismes divers. Il rappelle à ce sujet les résultats obtenus par divers auteurs; travaux de SMITH (1905—1911) sur les Crustacés, de KORNHAUSER (1919) sur les Hémiptères, de JOYET-LAVERGNE (1925b) sur les Myriapodes. Il rapproche ces divers résultats des faits qui démontrent, chez les Insectes, la relation étroite entre la nutrition de l'organisme et les manifestations de la sexualité: castration nutritive et autres manifestations étudiées par DONCASTER (1914) dans son ouvrage sur la détermination du sexe. De cette étude comparée il conclut que les manifestations dues à la stylopisation chez les Insectes sont tout à fait analogues aux phénomènes de la sacculinisation chez les Crustacés et qu'elles sont justiciables de la même interprétation.

L'auteur considère donc que les changements de caractères sexuels provoqués par le parasitisme chez les Hyménoptères peuvent être expliqués par la théorie que SMITH a énoncée au sujet des Crustacés. Les perturbations apportées aux caractères sexuels sont des conséquences directes des modifications que le parasitisme a imprimé au métabolisme de l'hôte. Mais, d'autre

part, ayant démontré que les faits observés chez les Hyménoptères rentrent incontestablement dans le domaine des phénomènes d'intersexualité, SALT se trouve amené à envisager l'interprétation que GOLDSCHMIDT a donné de ces phénomènes. L'interprétation des faits par la théorie de GOLDSCHMIDT s'applique parfaitement au cas de la stylopisation et SALT estime que les deux conceptions, celle de SMITH interprétant les phénomènes d'après les modifications du métabolisme et celle de GOLDSCHMIDT qui fait intervenir des hormones hypothétiques, andrase et gynase, ne sont pas incompatibles: «GOLDSCHMIDT's theory of intersexuality and SMITH's theorie of metabolic stimulation are considered to be fundamentally in accord» (p. 314).

KORNHAUSER (1919) a décrit les effets du parasite *Aphelopus theliae* sur l'Hémiptère *Thelia bimaculata*. Les changements les plus profonds se produisent chez les mâles. Un mâle parasité acquiert, partiellement ou totalement, divers caractères sexuels de la femelle. Le changement le plus visible concerne la pigmentation. Le caractère des pigments et leur distribution peuvent reproduire exactement chez le mâle parasité les caractères d'une femelle.

L'auteur signale un mâle parasité qui avait acquis les divers caractères du type femelle et dont les testicules avaient cependant un développement normal et contenaient des spermatozoïdes. Un autre individu avait tous les caractères du soma de la femelle et cependant les gonades de cet Insecte avaient les caractères chromosomiques du mâle. Ainsi, les changements provoqués par le parasite ne sont pas dûs à une destruction des gonades et il ne peut-être question de castration parasitaire. D'autre part, le soma des Insectes est indépendant des gonades dans son développement.

D'une façon générale, le parasite entraîne la dégénérescence des gonades et il y a accumulation de graisse dans l'abdomen de l'hôte. L'auteur ne semble pas prêter beaucoup d'attention à cette dernière constatation qui est cependant la preuve indéniable d'un changement dans le métabolisme de l'Insecte parasité. KORNHAUSER pense que le mâle présente dans sa constitution une possibilité de variations plus grande que celle que présente la femelle et il rattache cette qualité du mâle à sa constitution chromosomique. Les conditions du chromosome XX étant plus stables que celles du complexe chromosomal XY. Cette hypothèse ne nous apporte aucune clarté nouvelle sur la question. L'auteur discute cependant les modifications du métabolisme

mais il ne lui semble pas qu'on puisse trouver dans l'abaissement du taux du métabolisme chez le mâle parasité la cause des changements constatés.

Si, dans l'exemple étudié, l'examen du taux du métabolisme ne permet de dégager aucune conclusion, il n'en est pas de même des faits concernant le métabolisme des graisses et nous donnerons de l'intersexualité de *Thelia bimaculata* l'interprétation suivante. L'accumulation des graisses, signalée par KORNHAUSER, sur les Diptères mâles parasités, place, d'une façon générale, la polarisation des cellules de ce sexe dans des conditions différentes des conditions normales et d'après la 2<sup>ème</sup> loi de sexualisation cytoplasmique, elle les rapproche précisément des conditions de polarisation dans le sens femelle. L'Hémiptère mâle prend les caractères sexuels secondaires femelles parce que les conditions du développement de ses tissus se trouvent modifiées, par le parasitisme, dans le sens d'une polarisation nouvelle vers le sexe féminin.

### 8. La température

Les variations de la température du milieu ont une influence sur le métabolisme général de l'organisme, cette influence est capable de provoquer l'apparition de phénomènes d'intersexualité chez divers groupes.

KOSMINSKY (1909) et GOLDSCHMIDT (1922) ont montré que l'action d'une température élevée provoque chez les Papillons l'apparition d'intersexuées. EMELJANOFF (1924) a soumis plus de 700 pupes de *Lymantria dispar* à l'action de températures anormales, il a obtenu un grand nombre d'intersexués, environ les  $\frac{2}{3}$  de ses élevages. Les pupes étaient âgées de 6 à 24 heures, elles étaient maintenues soit à une température élevée, de 37 à 40<sup>d</sup>, pendant 1 à 3 jours, soit à une température basse, de 6<sup>d</sup> à 8<sup>d</sup>, pendant 14 à 41 jours. Dans les deux cas, il y avait abondante production d'intersexués.

GOLOWINSKAJA (1927) en exposant pendant 30 jours une pupa de *Lymantria dispar* à la température de 9 degrés obtient une intersexuée. Cette femelle croisée avec un mâle hybride donne des descendants intersexués alors que les croisements témoins n'en donnent pas.

Dans les diverses recherches que nous venons de citer, les auteurs envisagent le côté anatomique du problème et les explications des phénomènes constatés relèvent soit du jeu des chromo-

somes soit de la théorie des hormones et de la conception de GOLDSCHMIDT. Nous ne pouvons tirer de ces travaux que la conclusion très générale suivante, c'est que l'action de la température, par les modifications de métabolisme qu'elle entraîne, est susceptible de modifier les manifestations de la sexualité.

Les travaux de KOSMINSKY (1924a, b) relèvent des mêmes conceptions et, pour lui, le jeu des facteurs de masculinité et de féminité suffit à expliquer les phénomènes d'intersexualité. Toutefois, il y a dans la description des recherches de cet auteur quelques remarques dont nous allons tirer profit.

Des chenilles de *Lymantria dispar* provenant d'une paire de papillons de la région d'Odessa furent soumises à une température élevée (30 à 35<sup>d</sup>) et à une nourriture anormale, elles donnèrent des papillons de petite taille, mais parmi les femelles deux seulement furent fertiles. Les œufs et larves provenant de ces femelles furent maintenus dans des conditions normales de température et de nutrition, une des pontes donna 11 papillons parmi lesquels une seule femelle était normale, il y avait 5 mâles normaux et 5 mâles gynandromorphes. D'une façon générale, il apparaît que, dans ces expériences à température élevée, le sexe femelle a particulièrement souffert. Mais nous savons qu'une élévation de température, en élevant le taux du métabolisme, éloigne l'organisme des conditions de polarisation dans le sens femelle (Chap. X) et les résultats obtenus nous paraissent devoir s'interpréter comme une conséquence des différences sexuelles dans le métabolisme.

Dans ses expériences sur *Stilpnotia Salicis*, KOSMINSKY (1924b) maintient des pupes à la température de 3 degrés pendant 30 jours, il constate alors un changement dans les antennes chez les mâles, ces organes se rapprochent du type femelle. Dans quelques cas, la transformation est si complète que rien ne distingue ces antennes mâles de véritables antennes femelles. L'appareil de copulation des mâles est également modifié et, dans les divers détails de son organisation, il se rapproche nettement du type femelle. Ces résultats complètent et confirment ceux qui avaient été constatés sur *Lymantria* au point de vue de l'interprétation que nous en donnons. L'abaissement de la température a placé les pupes de *Stilpnotia* dans les conditions d'un métabolisme inférieur à la normale, la polarisation sexuelle dans le sens mâle s'est trouvée plus fortement atteinte que l'évolution vers le sens



femelle et les caractères femelles acquis par les mâles nous paraissent être une conséquence directe de cet abaissement du niveau métabolique de l'organisme qu'amène la chute de température du milieu.

L'insuffisance des interprétations fournies par l'hypothèse des facteurs de masculinité et de féminité apparaît d'ailleurs dans les résultats d'un travail récent de KOSMINSKY (1929). L'explication des phénomènes d'intersexualité obtenus dans les croisements de races chez *Lymantria dispar* ne se concilie avec la théorie de GOLDSCHMIDT qu'en admettant un point de renversement plus précoce que celui indiqué par cet auteur. Dans ces conditions, les phénomènes d'intersexualités obtenus par l'action d'une température basse sur la chrysalide ne peuvent plus s'expliquer par l'action des facteurs F et M. Il faudrait admettre que la température basse agit simplement en ralentissant certains processus de différenciation de l'organe plus que d'autres. Les faits d'intersexualités obtenus par les variations de température nous paraissent pouvoir s'interpréter, très simplement, sans hypothèse complémentaire si on examine quelles sont les répercussions que peuvent avoir les variations de température sur la polarisation sexuelle de l'organisme. Les travaux de WITSCHI vont d'ailleurs apporter une confirmation très importante à cette conception.

WITSCHI (1914—1921) a cherché à préciser les causes de la différenciation de la glande génitale chez les Batraciens. La Grenouille présente au point de vue du sexe une certaine labilité. PFLÜGER (1882) avait montré que certaines races de Grenouilles présentent des têtards hermaphrodites où l'hermaphroditisme est temporaire, les ovocytes se résorbant et les animaux devenant finalement des mâles à la fin de leur développement. D'après HERTWIG (1912), certaines races de Grenouilles présentent les deux sexes en égale quantité, ce sont les races différenciées, d'autres races, au contraire, ne produisent que des femelles ou des hermaphrodites. WITSCHI (1914—1921) a confirmé et précisé les découvertes de HERTWIG. Il a étudié avec beaucoup de soin le développement des cellules germinatives de *Rana temporaria*. L'auteur fait des cultures de larves provenant de races locales ayant des habitats divers. Ces larves, qui possèdent des facteurs héréditaires différents, ont été élevées dans des conditions de température bien déterminées, ainsi l'influence de la température sur la différenciation des glandes génitales a pu être mise en évidence.

Dans une race de Grenouille différenciée qui donne normalement en proportions égales mâles et femelles cette égalité des sexes est conservée dans les élevages qui se font entre 15<sup>d</sup> et 21<sup>d</sup>. La différenciation à 15<sup>d</sup> étant simplement plus lente qu'à 21<sup>d</sup>, les mâles marquent alors une phase d'hermaphroditisme temporaire.

Dans les élevages à 10<sup>d</sup>, le retard de différenciation déjà noté à 15<sup>d</sup> s'accroît. Toutes les larves différencient un ovaire typique et elles sont d'abord toutes des femelles. Toutefois, au cours de la métamorphose, une partie de ces larves donne des mâles, mais le souvenir de l'orientation femelle de la larve n'est pas totalement perdu chez l'adulte puisque les testicules présentent quelques œufs et certains mâles sont même nettement hermaphrodites.

Chez les larves qui ont été élevées à la température de 27<sup>d</sup> la différenciation des glandes génitales est précoce. L'ovaire ne se différencie pas comme ovaire, il donne un testicule sous l'action de la température élevée et les femelles qui ont des ovaires normaux sont très rares; on pourrait arriver à obtenir 100 % de mâles. Les nouvelles recherches de WITSCHI (1929a, b) ont confirmé et précisé tous ces résultats et l'auteur est arrivé à obtenir une véritable inversion sexuelle.

Ces résultats remarquables démontrent, d'une façon tout à fait nette, l'influence des conditions du métabolisme sur la polarisation des cellules sexuelles. On sait que le sexe mâle est caractérisé par un métabolisme plus intense, le sexe femelle par un métabolisme plus faible. Lorsque les larves sont élevées à la température ordinaire qui est réalisée dans leur vie normale, c'est à dire entre 15<sup>d</sup> et 21<sup>d</sup>, le métabolisme de ces larves s'effectue normalement et les chances de polarisation des cellules germinales dans le sens mâle ou dans le sens femelle se trouvent être égales; on constate alors l'apparition des deux sexes dans les mêmes proportions, comme cela est réalisé, dans la nature, chez les races de Grenouilles différenciées.

Quand les larves sont élevées à la température de 10<sup>d</sup>, le métabolisme général de l'organisme se trouve abaissé par rapport aux conditions normales. Nous nous éloignons davantage des conditions de polarisation des cellules dans le sens mâle d'où la production de larves du type femelle. (Le remaniement ultérieur qui s'opère à la métamorphose est la conséquence de l'intervention d'autres facteurs que les facteurs externes.) Quand, au contraire,

l'élevage des larves s'effectue à la température de 27<sup>d</sup>, le métabolisme général de l'organisme est plus élevé que dans les conditions normales. Nous nous éloignons davantage des conditions de polarisation dans le sens femelle, les cellules germinales se trouvent alors polarisées vers le sens mâle, les conditions nouvelles du métabolisme ayant réalisé le milieu favorable à cette polarisation nouvelle.

KAMMERER (1910), dans ses recherches sur l'hérédité des caractères acquis chez les Batraciens, ne s'est pas préoccupé de la question des caractères sexuels, mais nous trouvons, parmi les résultats des expériences décrites, des faits que nous pouvons rapprocher de ceux obtenus par WITSCHL. Dans l'espèce *Lacerta muralis* la femelle possède deux bandes longitudinales sombres situées dans la région marginale du côté dorsal: la face ventrale des animaux est blanche. Chez les mâles, les bandes dorsales sont partiellement invisibles, la face ventrale est rouge toujours tachetée de noir, de plus, dans ce sexe, il existe des taches bleues sur les bords du ventre.

Par élévation de température, il est possible de transformer le type de coloration femelle en coloration mâle. On obtient en effet un effacement des bandes dorsales, les taches bleues sur les bords du ventre apparaissent, la coloration de cet organe devient rouge, toutefois les petites taches noires du ventre n'apparaissent pas, c'est là le seul caractère anatomique qui manque à la transformation du type de coloration femelle en un type mâle. Si on revient à une température plus basse, les femelles conservent les mêmes caractères sauf la coloration rouge du ventre qui disparaît lentement.

L'apparition chez la femelle du *Lacerta muralis* de caractères sexuels secondaires qui sont du type mâle est un phénomène d'intersexualité, mais là, comme pour le cas des papillons, l'acquisition de ce caractère mâle est la conséquence directe de l'élévation de température du milieu. Cette élévation de température, par l'augmentation du niveau métabolique qu'elle a entraînée, a placé l'organisme dans des conditions plus rapprochées de celles que réalise l'organisme mâle et l'apparition des caractères sexuels secondaires mâles en est le résultat.

L'orientation sexuelle nouvelle provoquée par l'action de la température peut donc s'exercer sur le soma comme elle s'exerce sur le germe, la notion de polarisation sexuelle dont être généralisée, elle s'applique à toutes les cellules de l'organisme.

Ainsi, dans un grand nombre de cas, se présentant dans les conditions les plus variées, dans les groupes les plus divers, Animaux et Végétaux, les manifestations de l'intersexualité nous ont paru être sous la dépendance directe des perturbations éprouvées par le métabolisme de l'organisme.

Les liens qui existent entre les conditions du métabolisme et les manifestations de la sexualité présentent encore un caractère plus général que celui qui apparaît à la suite des études que nous venons de faire. La connexion entre les deux catégories de phénomènes se manifeste en effet en dehors des cas de gonochorisme, d'hermaphrodisme, de gynandromorphisme et d'intersexualité; elle peut se retrouver aussi dans les modalités de différenciation des diverses castes chez les Insectes sociaux.

WHEELER (1928), étudiant les effets du parasitisme chez les Hyménoptères, a montré le rôle que peut avoir l'action d'un parasite dans la genèse du polymorphisme chez les Insectes sociaux; l'auteur rapproche ces faits des cas d'intersexualités dus à l'action du parasitisme. Il montre, d'autre part, que, dans une société d'Insectes, des êtres aussi différents, au point de vue sexuel, que les ouvriers, les soldats, les femelles fertiles ou reines peuvent provenir d'œufs fécondés ayant exactement la même constitution génétique. Seules, les conditions trophiques imposées par la nutrition des larves se trouvent ici responsables des différenciations diverses.

WHEELER nous montre l'insuffisance des conceptions purement génétiques pour l'explication des phénomènes de gynandromorphisme dans le cas des œufs parthénogénétiques. On sait que les cas d'un gynandromorphisme de ce type ont été décrits, chez les Phasmes, par PANTEL et de SINÉTY (1908) et par NACHTSHEIM (1923), chez les Cladocères, par BANTA (1916, 1918) et par DE LA VAULX (1921). Les résultats apportés par WHEELER nous permettent de concevoir une généralisation du rôle du métabolisme dans les manifestations les plus diverses de la sexualité.

Les travaux de VANDEL (1927, 1930) sur la production d'intercastes chez la Fourmi *Pheidole pallidula* par l'action des parasites du genre *Mermis* nous apportent des conclusions qui sont en accord avec les résultats de WHEELER. VANDEL a constaté que si les ouvrières ne subissent aucune modification du fait de l'action parasitaire, il n'en est pas de même des soldats. Ces derniers représentent la caste la plus récente et la plus instable;

ils sont profondément modifiés par le parasitisme. Certains soldats sont modifiés dans le sens femelle, ces modifications portent surtout sur trois caractères qui varient parallèlement: la forme de la tête (caractérisée par l'indice céphalique, rapport de la longueur à la largeur), la présence d'un ocelle médian et la structure du thorax.

L'action du parasite se manifeste par une absorption des matériaux nutritifs de la larve ce qui entraîne une réduction de la taille mais le parasite semble bien «capable de modifier le métabolisme de l'hôte de façon telle que la dominance des gènes héréditaires soit renversée et que les gènes de caractères femelles qui sont normalement latents dans les castes neutres deviennent dominants chez les Mermithostratiotes». «Le parasite détermine, de ce fait, le développement d'individus mixtes ou intercastes par un mécanisme probablement identique à celui qui provoque l'inversion sexuelle parasitaire» (p. 772).

### 9. Conclusions

L'examen de l'hermaphrodisme a montré la nécessité d'introduire dans l'étude de la sexualité la notion de polarisation sexuelle. La signification qu'il convient d'attribuer à cette notion est tout à fait semblable à celle qui s'était dégagée de l'étude expérimentale de la sexualisation cytoplasmique. Les organismes Méta-zoaires nous ont ainsi paru théoriquement justiciables des lois de sexualisation. L'étude détaillée de divers cas nous a montré que cette conception théorique était justifiée.

Les conditions physico-chimiques de la polarisation sexuelle dans les organismes présentant l'intersexualité ou l'hermaphrodisme sont encore loin d'être entièrement précisées, non seulement à cause de la complexité des problèmes qui se posent, mais aussi parce que l'orientation des recherches s'est trouvée, jusqu'à ce jour, trop exclusivement dominée par les conceptions génétiques sur la sexualité. Quand le point de vue physiologique de la question a été envisagé, il s'est souvent trouvé étouffé, en quelque sorte, par la conception des hormones.

Nous avons pu constater que les phénomènes d'intersexualités apparaissent dans des groupes très variés, Animaux et Végétaux par l'action de conditions très diverses: croisements de races, modifications dans la nutrition, castrations, greffes, action des tumeurs, action des traumatismes, influence des parasites, modifi-



cations dans la température du milieu. Mais cette diversité de facteurs est tout à fait superficielle. En réalité sous ces facteurs différents se cache la même cause générale qui est la perturbation apportée aux conditions du métabolisme.

Tous les auteurs qui ont essayé d'expliquer les phénomènes d'intersexualité ont été obligé de faire appel à cette cause et même dans le cas où la perturbation métabolique n'apparaît pas d'une façon évidente, comme pour les croisements de races, nous avons vu que GOLDSCHMIDT ne pouvait donner une explication complète et cohérente des faits observés qu'en faisant appel à cette notion.

GOLDSCHMIDT pense, toutefois, que la notion de métabolisme à laquelle les auteurs font généralement allusion est par trop vague et, par cela même, sans grand intérêt. Il pense apporter des précisions nouvelles en introduisant la notion des catalyseurs et celle des hormones (andrase et gynase). Nous reconnaissons que les interprétations données par ce savant concordent parfaitement avec les faits apportés et donnent de ces faits une explication logique, mais la théorie élaborée ne peut avoir la valeur définitive d'une explication des phénomènes de la sexualité qu'après que la démonstration de l'existence des andrases et des gynases aura été faite.

Une double orientation s'offre donc à nous au point de vue des recherches à entreprendre sur la biochimie de l'intersexualité. D'une part, on peut chercher à préciser l'existence et les qualités des andrases et des gynases pour apporter une base expérimentale physico-chimique à la théorie de GOLDSCHMIDT ou aux théories analogues; d'autre part, on peut envisager le problème des perturbations du métabolisme en liaison avec l'intersexualité dans son ensemble, sans limiter le champ d'action à la seule conception des hormones. Cette dernière voie nous paraît devoir être la plus fructueuse et nous avons pu noter, au cours de cette étude, de quelle utilité pouvaient être les notions de polarisation sexuelle et de sexualisation cytoplasmique pour les recherches qui s'orientaient vers cette direction.

Dans les divers travaux que nous avons résumés ci dessus, nous avons pu remarquer que chaque fois que les auteurs échappaient à l'emprise des théories chromosomiques ou des théories hormonales pour examiner le problème cytologique à un autre point de vue que celui de la structure nucléaire et le problème

physiologique avec une autre conception que celle des hormones, ils nous apportaient des résultats fréquemment utilisables pour éclairer l'aspect physico-chimique du problème.

Dans un certain nombre de cas, nous avons pu noter également que ces résultats pouvaient être interprétés comme des manifestations des lois de sexualisation cytoplasmique ou comme l'expression des différences sexuelles de métabolisme, ces dernières différences étant d'ailleurs, en définitive, elles mêmes, une expression de la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation. Cette constatation nous montre, une fois de plus, que les lois en question expriment bien un caractère général de la sexualité. A vrai dire, cette nouvelle preuve nous paraît être un peu superflue car nous avons apporté à ce sujet un ensemble d'arguments qui semble être bien suffisant pour entraîner la conviction.

La généralisation des lois de sexualisation cytoplasmique qui résulte de l'étude de l'intersexualité s'est manifestée à deux points de vue 1<sup>o</sup> parceque les êtres hermaphrodites et intersexués se sont montrés justiciables des lois aussi bien que les êtres gonochoriques, 2<sup>o</sup> parceque la notion de polarisation sexuelle semble pouvoir s'appliquer à tous les tissus d'un organisme. Nos études sur les différences sexuelles physiologiques et physico-chimiques (chap. IV et chap. VI) nous avaient conduit à introduire la notion de sexualisation somatique: or, nous constatons que cette sexualisation somatique se trouve être, elle aussi, justiciable de la notion de polarisation sexuelle qui se dégage des lois de sexualisation. Nous avons vu, en effet, que lorsque les éléments du soma manifestent dans leurs qualités des caractères qui peuvent se rattacher au sexe, la polarisation de ces éléments vers un sexe déterminé s'effectue dans le sens prévu par la sexualisation cytoplasmique.

---

## CHAPITRE XII

# LE CHANGEMENT DE SEXE

1. L'action du milieu: (a) Règne végétal, (b) Règne animal. 2. Le rôle de l'alimentation: (a) Règne animal, (b) Règne végétal, (c) Interprétation des résultats. 3. L'action des mutilations ou traumatismes. 4. Les facteurs pathologiques. 5. L'oxygène du milieu. 6. L'influence de la teneur en eau. 7. L'action de la température. 8. L'action de divers facteurs. 9. Conclusions.

La séparation que nous avons établie entre ce chapitre et le précédent est assez artificielle. Le changement de sexe est une des manifestations de l'intersexualité et il y a certainement des cas qui seront décrits dans ce chapitre dont la place eût peut-être été dans le chapitre précédent ou inversement. Cependant le terme d'intersexualité n'étant pas couramment utilisé en ce qui concerne le règne végétal et d'autre part son étude comportant plus particulièrement un ensemble de cas pour lesquels l'existence des caractères sexuels de l'un et l'autre sexe se manifeste avec une série de transitions, il nous a paru plus rationnel de ranger sous l'étiquette «changement de sexe» l'ensemble des faits qui seront étudiés ci dessous. Nous y examinerons une série de facteurs physico-chimiques dont l'action sur l'organisme animal ou végétal est susceptible de produire des changements dans la sexualité et nous essayerons d'interpréter la signification des faits constatés.

### 1. L'action du milieu

(a) *Règne végétal.* C'est MOLLIARD (1898b) qui, pour les végétaux, a, le premier, montré qu'il était possible de modifier la sexualité par des variations dans l'action du milieu. Il a obtenu une série de perturbations dans la sexualité du chanvre, les fleurs de chaque sexe ayant acquis des caractères du sexe opposé. L'auteur a rattaché ces perturbations sexuelles à la diminution de l'intensité lumineuse.

STRASSBÜRGER (1900) a contesté l'interprétation donnée par MOLLIARD quant au rôle de la lumière dans la production des anomalies sexuelles. Il a fait l'expérience sur des graines de chanvre semées dans une serre dont les vitres avaient été badigeonnées avec un lait de chaux pour atténuer l'intensité lumineuse, il n'a obtenu aucune anomalie et il a supposé que les graines utilisées par MOLLIARD avaient une tendance à la monoécie. Les recherches de FIGDOR (1911) de TOURNOIS (1911—1914), de SCHAFFNER (1921), de MC PHEE (1924) ont montré que l'interprétation donnée par STRASSBÜRGER était erronée.

TOURNOIS (1914) a repris les expériences dans les conditions analogues à celles de MOLLIARD ou de STRASSBÜRGER, il a obtenu les mêmes résultats que ces auteurs mais il a montré que les critiques de ce dernier auteur sont injustifiées et il a expliqué l'échec. Il est parfaitement possible d'obtenir, sur diverses espèces de plantes, des anomalies dans la sexualité, par l'action des variations de luminosité et, cela, avec des graines de provenances variées des diverses variétés de *Cannabis indica* et *Cannabis gigantea*.

TOURNOIS (1911—1914) a obtenu des variations dans les manifestations de la sexualité du Houblon. Il peut, dans ses cultures de Houblon japonais, espèce dioïque, transformer les pieds mâles en types hermaphrodites ou même, obtenir avec des pieds mâles des plantes exclusivement femelles.

DAVEY et GIBSON (1917) montrent qu'il existe dans *Myrica gale* des changements d'état sexuel en relation avec les conditions extérieures. La proportion des plantes carpellées étant plus grande dans les terrains humides que dans les terrains secs.

SCHAFFNER (1918, 1919) étudie le changement d'état sexuel d'une fleur hermaphrodite en prenant comme exemples le cas de la Sélaginelle et les fleurs d'un Brome. Il trouve dans *Morus alba* un arbre mâle dont deux branches ont porté des fleurs carpellées puis des graines parfaitement normales. Il conclut de ses observations que l'état sexuel d'un organisme ne peut-être expliqué par l'application des lois de MENDEL.

YAMPOLSKY (1919, 1920) suit les variations de la sexualité chez *Mercurialis annua*. Des plantes mâles peuvent donner des fleurs à carpelles et des plantes femelles peuvent produire des fleurs à étamines. Il existe des degrés dans l'état masculin ou féminin. Enfin une même plante, au cours de son développement, peut changer de sexe; portant d'abord des fleurs mâles, elle

peut ensuite porter des fleurs femelles et des types hermaphrodites.

SCHAFFNER (1921) a repris les recherches de MOLLIARD sur l'influence du milieu dans les variations de sexualité du Chanvre. il a entièrement confirmé les résultats de cet auteur. SCHAFFNER prend des plantes parfaitement normales, n'ayant aucune tendance à la monoecie. Les graines semées au printemps dans les conditions normales donnent des individus mâles et femelles, sans confusion de sexualité, dans la proportion de 50 % environ pour chaque sexe. Le chanvre semé l'hiver, en serre, en bancs peu profonds, avec une faible intensité lumineuse, présente une grande confusion dans l'expression de sa sexualité.

De nombreuses irrégularités se produisent. Ainsi, il y a des étamines qui portent des stigmates normaux et des structures qui sont partiellement carpellées et partiellement staminées, des fleurs bisporangées et des fleurs typiques du sexe opposé. Les diverses plantes montrent, au cours de leur période de croissance, un renversement vers l'état sexuel opposé. L'auteur a pu obtenir jusqu'à 88 % des plantes carpellées qui donnent un renversement vers le sexe masculin et 80 % des plantes staminées montrant un renversement vers le sexe femelle. Les plantes de chaque sexe, tout en possédant tous les attributs du dimorphisme sexuel, contiennent tous les facteurs et capacités des deux sexes: «There is no question of a homozygous or heterozygous condition involved» (p. 217). Le renversement du sexe présente tous les degrés d'intensité, depuis les expressions imparfaites des organes opposés jusqu'au développement complètement normal.

MC PHEE (1924) a également étudié l'influence du milieu sur la sexualité du Chanvre. Il a obtenu, lui aussi, des variations dans les manifestations de la sexualité par l'action d'expositions variées à l'action de la lumière. Le Chanvre a un dimorphisme sexuel et végétatif, mais chaque sexe peut, dans certaines conditions, produire des fleurs du sexe opposé. Les caractères végétatifs restent les mêmes, pour les plantes qui présentent des anomalies sexuelles, que dans les plantes sexuellement pures.

Des plantes traitées par une luminosité convenable ont donné un renversement de leur sexe; toutefois, il y a des types qui restent des végétaux purement staminés. Etant donné que tous les organismes traités ne se modifient pas sexuellement, l'auteur estime qu'on ne peut tirer aucune conclusion générale des



expériences. Le milieu affecte, en quelque façon, le développement du sexe, dit-il, mais il ne le contrôle pas. Il y a, dans cette interprétation, une réaction contre les conclusions de SCHAFFNER qui estime que les phénomènes de la sexualité, chez les végétaux, sont indépendants des caractères chromosomiques, mais, les expériences de MC PHEE ne font que confirmer les résultats obtenus par les auteurs précédents sur la possibilité de réaliser un renversement sexuel par l'action du milieu sur l'organisme végétal.

SCHAFFNER (1925, 1927) apporte de nouveaux exemples de renversement du sexe. Il montre d'ailleurs qu'au point de vue de l'action du milieu sur la sexualité, toutes les espèces ne sont pas également favorables. Certaines espèces sont très plastiques; d'autres, au contraire, donnent une réponse faible à l'action des facteurs écologiques utilisés. Pour le Chanvre une courte période de luminosité, associée à un sol riche en azote, donne plus de 90 % de renversements sexuels; les pieds mâles deviennent femelles et inversement. L'espèce *Humulus Japonicus* se prête également bien aux expériences de changement de sexe par l'action du milieu.

*Thalictrum dasycarpum* est une plante dioïque qui présente normalement des types carpellés, des types staminés et divers types intermédiaires. Si on transporte des pieds carpellés purs et des pieds staminés purs d'une plaine à sol riche dans un sol sec, après deux ans de séjour dans ce nouveau milieu, on constate que les plantes femelles ont acquis des fleurs qui portent des étamines tandis que les plantes mâles produisent désormais des fleurs carpellées. Des changements analogues dans l'expression de la sexualité de *Thalictrum dioicum* ont été obtenus par le séjour dans une serre.

*Acnida tamariscina* est une plante dioïque qui, dans les conditions normales, ne présente pas de renversement du sexe. Cependant, si on diminue la durée de l'action de la lumière du jour, on obtient un véritable changement de sexe: les pieds mâles portent des fleurs femelles et inversement.

En changeant les conditions de milieu, SCHAFFNER a également obtenu des renversements du sexe ou des modifications profondes de la sexualité dans diverses autres espèces: *Morus alba*, *Zea mays*, *Arisaema triphyllum* et *Arisaema dracontium*.

Enfin, il est possible d'obtenir une véritable alternance de la sexualité par l'action du milieu. Un pied de Chanvre femelle

produisait uniquement des fleurs purement carpellées et des graines dans un milieu à lumière faible; après une phase de décrépitude, il fut régénéré par des bourgeons latéraux. L'action de la lumière continue entraîna l'apparition d'une nouvelle période végétative de croissance: sa floraison produisit alors uniquement des fleurs à étamines. Après plusieurs mois, la lumière ayant été diminuée, la troisième floraison ne donna que des fleurs carpellées. La sexualité dépend donc des conditions physiologiques: «sexuality is physiological and specific, sexuality as maleness and femaleness is not a matter of Mendelian heredity but is conditioned on functional states» (SCHAFFNER 1927, p. 330).

Il est incontestable que l'ensemble des recherches que nous venons d'examiner fait ressortir très nettement l'insuffisance des explications chromosomiques. Il existe des facteurs de la sexualité autres que les chromosomes. En particulier, les conditions de milieu, par les répercussions qu'elles entraînent sur le métabolisme de l'individu, peuvent intervenir dans les manifestations de la sexualité et leur intervention se révèle parfaitement capable de changer le sexe. Il reste à chercher les conditions précises dans lesquelles s'effectuent ce changement et quels rapports ces conditions présentent avec l'apparition de tel ou tel sexe. Les recherches que nous venons de décrire n'ont pas été faites avec cette préoccupation et elles ne nous apportent à ce sujet aucun éclaircissement.

Les travaux de GARNER et ALLARD (1920, 1923), sur l'influence qu'exerce la longueur relative des périodes d'éclairement et d'obscurité dans le développement des plantes, nous montrent que les conditions d'éclairement ont une répercussion considérable dans les manifestations de la sexualité. Ces conditions, en effet, interviennent non seulement pour modifier l'importance de la croissance et du développement, mais elles constituent aussi le facteur dominant quant à l'apparition des organes sexuels. Les conditions de la vie en serre ont une répercussion sur la physiologie et le développement des organismes. Ces conditions, d'après BLUM (1923) entraînent un arrêt du développement de certains tissus et la plante de serre paraît être stabilisée dans un stade infantile.

Nous trouvons bien, dans ces diverses constatations, la preuve que les conditions de luminosité ou les conditions de la vie en serre modifient le métabolisme général de la plante. Mais par quel

mécanisme cette modification du métabolisme agit elle pour orienter la plante vers un état sexuel déterminé ?

Pour répondre à cette question d'intérêt capital nous devons logiquement chercher à savoir si les différences physico-chimiques sexuelles qui existent chez les Végétaux supérieurs peuvent nous permettre de comprendre les inversions sexuelles constatées. Nous avons vu (chap. VI) que SPRECHER (1913) avait établi une différence sexuelle dans la valeur de la pression osmotique. La pression osmotique des plantes mâles est un peu plus élevée que celle des plantes femelles prises à la même époque, au moment de la floraison. Cette pression osmotique des mâles diminue d'ailleurs après la floraison et passe par les mêmes valeurs que la pression osmotique des femelles.

TOURNOIS (1914), dans son étude critique sur les résultats contradictoires de MOLLIARD et de STRASSBÜRGER, montre que les variations d'éclairement ne suffisent pas à provoquer l'apparition d'organes ou de fleurs femelles sur les pieds mâles ou à déterminer le retour aux formes normales, la transpiration joue aussi un rôle important. «Les expériences d'été où les floraisons sont normales malgré l'éclairement réduit, aussi bien celles de STRASSBÜRGER sur le Chanvre que les miennes sur le Houblon japonais et le Chanvre, correspondent à un accroissement de la transpiration» (p. 104).

Dans les expériences de TOURNOIS, les plantes mâles qui acquièrent des caractères femelles ont des modifications graduelles vers le sens femelle, ces modifications sont d'autant plus accentuées que les divers facteurs agissent plus parfaitement dans le même sens pour diminuer la transpiration. L'apparition des anomalies sexuelles est liée à un ralentissement de la transpiration. Très judicieusement l'auteur rapproche le résultat de ses expériences des conclusions de SPRECHER sur les différences sexuelles de pression osmotique. Il montre que dans toutes celles de ses expériences où ont apparu des anomalies florales sur les pieds mâles la pression osmotique des plantes en culture était vraisemblablement diminuée. «Il est donc naturel d'admettre que la formation sur les plantes mâles d'organes ou de fleurs femelles est due à un abaissement de la concentration du suc cellulaire» (p. 111). De même, l'accentuation des caractères femelles sur les rameaux nés après la floraison de l'axe principal peut-être envisagée comme une conséquence de l'abaissement de pression osmotique qui suit la formation des fleurs.

«D'une façon générale, chez le Chanvre ou chez les espèces du genre *Humulus*, l'augmentation de la pression osmotique favorise la formation des fleurs ou d'organes mâles, la diminution de la pression osmotique favorise la formation des fleurs ou d'organes femelles» (p. 112).

Les conclusions de TOURNOIS demanderaient, comme confirmation, la mesure directe de la tension osmotique dans les diverses circonstances envisagées. Des recherches dans cette voie seront intéressantes et fructueuses. Elles permettront d'établir, d'une façon définitive, les liens qui existent entre la polarisation sexuelle chez les Végétaux et les variations de la tension osmotique. Il nous semble d'ailleurs que la valeur de la tension osmotique doit être considérée seulement comme un des signes des différences de métabolisme qui existent entre les sexes. Il resterait encore à savoir dans quelle mesure ces différences de métabolisme, exprimées par la tension osmotique, peuvent se rattacher à celles plus générales indiquées par les lois de sexualisation cytoplasmique.

(b) *Règne animal*. Dans le règne animal, la sexualité des Huitres a été l'objet d'un certain nombre de recherches. MÖBIUS (1877), HOEK (1883, 1902) avaient suggéré l'idée que, dans l'espèce *Ostrea edulis*, un changement de sexe devait s'accomplir et qu'au cours de sa vie une huitre, après avoir fonctionné comme femelle se transformait pour devenir un mâle fonctionnel. DANTAN (1912) a confirmé les remarques de HOEK; il pense que durant la même période une partie des individus donne des spermatozoïdes, l'autre partie donnant des œufs. ORTON (1921, 1922) a apporté la preuve définitive du phénomène d'inversion sexuelle dans *Ostrea edulis* et SPÄRCK (1922) a confirmé l'existence de cette inversion.

Des travaux de ces deux derniers auteurs, il résulte que l'huitre fonctionne alternativement comme mâle et comme femelle. Après avoir émis ses œufs, l'organisme change de sexe et, avant même d'avoir libéré ses larves, il produit des spermatozoïdes. La période de masculinité de la gonade est suivie d'une phase de repos; plus tard, il y a retour au sexe féminin et de nouveau production d'œufs. Quels sont les facteurs responsables d'une si curieuse alternance dans la sexualité?

SPÄRCK (1922, 1924) constate que la durée du stade mâle dépend de la température et s'accroît avec le froid. L'ovogenèse

est accélérée par une température élevée, elle est au contraire retardée par un abaissement de température et totalement arrêtée vers 10 à 12 degrés. Si les organismes vivent dans un milieu à 20 à 22<sup>d</sup>, la maturité femelle sera atteinte une fois par an: dans un milieu à 14—16<sup>d</sup> cette maturité apparaîtra par périodes de trois ou quatre ans, enfin à une température inférieure elle pourra ne pas apparaître. Ces constatations se trouvent en accord avec l'examen des conditions de vie de l'huître dans les divers climats. Dans le sud de la France, l'huître peut produire des œufs dès la première année, tandis que, dans le Limfjord, où la température est plus basse, les femelles capables de pondre sont âgées d'au moins trois ans.

L'influence de la température sur la rapidité de l'ovogénèse et la nécessité d'un minimum de température pour que le développement des ovules soit assuré semblent bien se dégager de ces constatations. La durée relative des diverses phases sexuelles se trouve ainsi dominée par les conditions de température ce qui montre bien l'importance du facteur milieu dans les manifestations de la sexualité, mais nous n'avons aucune précision sur les conditions physico-chimiques en relation avec le phénomène de l'alternance des sexualités et nous ne savons pas, d'après les constatations ci dessus, quelle est la cause du changement de sexe. Les recherches de ORTON (1927b) ont envisagé la question à ce point de vue.

ORTON a cherché à préciser les conditions de métabolisme en rapport avec la sexualité. L'alternance des sexes lui paraît en corrélation avec un rythme dans le métabolisme. Pour connaître les variations saisonnières du métabolisme de l'huître, l'auteur fait appel aux recherches de RUSSELL (1923) qui a précisément fixé les variations de la composition chimique des huîtres au cours des saisons.

Parmi les graphiques établis par RUSSELL, ceux qui concernent les variations de la teneur en protéines et de la teneur en hydrates de carbone pour les huîtres du Whitstable sont assez suggestifs. Ils montrent que ces substances subissent des variations en sens inverse en rapport avec les saisons. On peut voir qu'effectivement, au mois de Juin, tandis que la teneur en protéines atteint son maximum, celle des hydrates de carbone passe par un minimum. Or, l'alternance des sexes, dans l'espèce examinée, se trouve précisément en rapport avec les variations chimiques constatées.



La période de Juin à Septembre qui est celle de l'augmentation du nombre des mâles est une période correspondant aux variations chimiques suivantes: augmentation de la teneur en glycogène et hydrates de carbone et diminution de la teneur en protéines. A partir du mois de Septembre, les deux catégories de réserves, hydrates de carbone et glycogène d'une part, protéines d'autre part, augmentent graduellement, mais c'est précisément à ce moment que l'on trouve la plus forte proportion de mâles réalisant leur début d'inversion sexuelle. ORTON estime que ces faits permettent de penser que l'une des phases, celle pendant laquelle le métabolisme des protéines prédomine, étant corrélatrice du développement des œufs, caractériserait le sexe femelle, tandis que l'autre phase, celle pendant laquelle le métabolisme des hydrates de carbone et particulièrement du glycogène est prédominant, se trouverait corrélatrice du développement du sperme et caractériserait le sexe mâle. Il est possible aussi que l'accumulation des déchets de chaque espèce de métabolisme produise, au dessus d'une concentration limite, le stimulus qui entraîne le changement de métabolisme corrélatif du changement de sexe.

Il y a dans les rapprochements établis par ORTON des suggestions intéressantes. Une étude encore plus complète et plus précise de ces phénomènes est très désirable. Il apparaît toutefois que le mécanisme d'inversion sexuelle rythmique est bien en relation avec les variations du métabolisme; il reste à trouver les rapports intimes entre les deux catégories de phénomènes, c'est à dire que la question suivante reste posée: comment les variations du métabolisme commandent elles les variations de la sexualité?

Il existe chez d'autres Mollusques des phénomènes d'inversions sexuelles comparables à ceux que présente l'huître mais leur déterminisme paraît être encore plus complexe. GOULD (1917a, b) a étudié chez *Crepidula plana* l'influence du milieu sur le comportement sexuel de l'animal. Ce Mollusque est hermaphrodite protandrique mais les phases mâle et femelle sont nettement séparées l'une de l'autre. La phase mâle apparaît à des moments variables de l'évolution et parfois elle n'apparaît pas. Son développement dans un organisme dépend de la présence, à proximité de l'organisme considéré, d'un deuxième individu de grande taille, individu qui n'est pas nécessairement une femelle.

Cette action de présence paraît tout d'abord étrange et on ne voit pas quelle est la nature du stimulus qui, émanant d'un individu, indépendamment de son sexe, peut ainsi provoquer l'apparition du sexe mâle chez son voisin. Cependant, ces faits nous paraîtront moins énigmatiques après l'étude de la Bonellie et nous pourrions mieux concevoir comment les modifications du milieu peuvent ainsi polariser un organisme vers un sexe déterminé.

Le cas de la Bonellie, animal du groupe des Géphyriens, présente en effet quelques ressemblances avec celui de *Crepidula*. BALTZER (1914) a montré que les larves de Bonellies qui se fixent sur la trompe d'une femelle se développent en donnant presque toutes des mâles, tandis que celles qui mènent une vie libre deviennent des femelles. Poursuivant ses recherches, BALTZER (1924 à 1928) a étudié avec beaucoup de précision les modalités du phénomène; il a décrit l'action des extraits de Bonellie sur la masculinisation des larves. L'auteur admet un déterminisme génétique du sexe qui pourrait être modifié, au cours de l'évolution, par les facteurs externes. Peut-on préciser le mécanisme physico-chimique de l'action de ces facteurs externes?

HERBST (1928) a montré que les solutions d'acides diluées peuvent orienter la Bonellie vers le sexe mâle. Il verse  $\frac{1}{2}$  centimètre cube de HCl à  $\frac{n}{20}$  dans 20<sup>cc</sup> d'eau mer. L'action de cette solution dont l'acidité est de  $\frac{n}{400}$  HCl entraîne, sur les 40 larves traitées, les résultats suivants: 24 se transforment en mâles, 12 sont intersexués et 4 restent des femelles; les mâles ainsi obtenus sont parfaitement normaux. L'auteur a fait des expériences avec l'acide carbonique, il a obtenu des résultats analogues. Si nous examinons l'ensemble des résultats obtenus, soit par l'action de HCl, soit par l'action de CO<sub>2</sub>, nous voyons que sur 170 larves, 95 ont été masculinisées, 12 sont devenues des femelles, 26 des intersexuées et 37 sont mortes avant d'atteindre la phase de différenciation sexuelle. Les expériences témoins donnent des résultats très différents, nous trouvons par exemple 2 mâles seulement pour 22 femelles.

L'action de la solution acide est très semblable à celle de l'extrait de Bonellie, elle donne également parfois une masculinisation incomplète et la spermatogénèse n'y est pas toujours tout

à fait normale; toutefois, l'action de l'acide, comme celle de l'extrait, entraînent une véritable inversion sexuelle. BALTZER (1928) qui constate ce résultat montre que l'on ne peut envisager la masculinisation comme une conséquence de l'acidité du milieu car l'extrait intestinal de Bonellie, qui possède la même qualité masculinisante, a une réaction nettement alcaline.

Il est important de rapprocher ces résultats des conclusions de LUNZ (1929) sur les Rotifères. Cet auteur a en effet constaté que, dans l'espèce *Brachionus bakeri*, il est possible de faire apparaître le sexe mâle dans la proportion de 100 % par les variations de la concentration en ions Hydrogène du milieu, soit par l'action de solutions acides de  $\text{pH} = 6,6$  ou par l'action de solutions alcalines dont le  $\text{pH}$  est 8,4. Le parallélisme avec la production des mâles chez la Bonellie est tout à fait remarquable.

Ainsi, les variations dans les valeurs du  $\text{pH}$  du milieu, soit dans le sens acide, soit dans le sens basique, sont susceptibles de provoquer l'orientation vers le sexe mâle chez des organismes divers. HERBST (1928) a donné, en ce qui concerne la Bonellie, une interprétation qui peut s'appliquer également aux Rotifères. L'auteur rappelle les résultats obtenus par WARBURG (1908—1914) dans ses études sur la respiration cellulaire. Ces résultats nous montrent que les valeurs du  $\text{pH}$  ont une répercussion sur les phénomènes d'oxydation. C'est dans la modification des processus d'oxydation, provoquée par les variations du  $\text{pH}$  dans l'un ou l'autre sens, que l'on doit chercher, d'après HERBST, la cause du phénomène de la masculinisation.

Les recherches doivent être poursuivies, mais les résultats acquis jusqu'à ce jour se rapprochent des conceptions qui ont été formulées dans la sexualisation cytoplasmique. Il est assez vraisemblable que les modifications dans la respiration dont parle HERBST puissent se trouver en corrélation avec la valeur du  $\text{rH}$  intracellulaire. Dans ce cas, l'orientation vers le sexe mâle se trouverait être une conséquence de la polarisation que prévoit la sexualisation cytoplasmique. Nous ne voulons pas préjuger des résultats qui peuvent être apportés par les recherches futures, mais nous devons constater que, là encore, l'étude approfondie du phénomène de la sexualité nous amène à introduire la conception d'une polarisation sexuelle en relation avec des conditions physico-chimiques précises qui sont tout au moins du même ordre de qualité que celles dont il a été question dans la sexualisation.

Nous avons vu plus haut que la proximité d'une *Crepidula* de grande taille était suffisante pour provoquer l'orientation d'une larve de la même espèce vers le sexe mâle. Ne doit-on pas se demander si cette influence de voisinage, qui nous surprend tout d'abord par son allure étrange, n'est pas simplement une conséquence du changement de pH que l'organisme de grande taille, quelque soit d'ailleurs son sexe, est capable, par l'intensité de ses échanges avec l'extérieur, de faire subir au milieu dans lequel la jeune larve de *Crepidula*, sa voisine, se trouve plongée ?

## 2. Le rôle de l'alimentation

(a) *Règne animal*. — Dans son étude sur l'évolution des Monstrillides, Crustacés Copépodes parasites internes des Annélides, MALAQUIN (1901) a montré que le sexe du parasite, lors de son développement dans les vaisseaux sanguins de l'hôte, se trouve déterminé par le nombre des parasites. Si l'hôte renferme un seul parasite, ce dernier peut se développer soit comme mâle soit comme femelle. Le développement s'effectue vers le sexe mâle si le Crustacé occupe par rapport à l'hôte une position défavorable quant à l'espace et la nutrition. L'auteur nous donne des précisions sur la position défavorable qui entraîne l'orientation vers le sexe mâle. Il est très rare de trouver deux femelles dans le même hôte et deux fois seulement, sur des milliers de cas observés, la présence simultanée d'un embryon mâle et d'un embryon femelle a été constatée. Quand le nombre des parasites augmente, ils se développent exclusivement en mâles. Les conditions d'alimentation et d'espace sont ici les facteurs décisifs du déterminisme du sexe : « Des conditions défavorables de nutrition et d'espace déterminent le sexe mâle ; le sexe femelle est déterminée par des conditions favorables d'espace et de nutrition » (p. 185).

COBB, STEINER et CHRISTIE (1923—1927), dans leurs recherches sur les Nématodes parasites des Sauterelles ont constaté que lorsque les parasites étaient nombreux dans le même hôte ils étaient toujours du sexe mâle ; le sexe femelle ne pouvait se développer que si le nombre des parasites était réduit. Les conditions d'alimentation constituent, là encore, la cause du déterminisme sexuel. Dans leur étude de 1923 les auteurs ont même constaté les phases de l'inversion sexuelle puisqu'ils ont insisté sur la présence fréquente d'intersexués représentés par des femelles chez lesquelles se développaient des organes sexuels mâles.

Mais l'influence des découvertes faites par GOLDSCHMIDT sur le rôle des croisements de races dans la production de l'intersexualité a conduit COBB, STEINER et CHRISTIE à chercher les causes de cette étape de l'inversion sexuelle dans les qualités génétiques de l'espèce étudiée. Ils ont émis, à ce sujet, l'hypothèse que la race *Agamermis decaudata* devait être constituée non par une race pure mais qu'elle était un mélange dû à un croisement de races, ainsi les individus qui la constituaient étaient de véritables hybrides. Ce n'est que dans les recherches ultérieures que les auteurs ont reconnu le rôle primordial de l'alimentation dans le phénomène de l'inversion sexuelle.

CHRISTIE (1929) a repris l'étude de cette question. Normalement, 75 % des Sauterelles capturées dans la nature n'hébergent qu'un parasite qui est du sexe féminin; en réalisant l'infestation expérimentale d'un certain nombre de nymphes par 5 à 10 parasites on constate que dans les Sauterelles développées tous les parasites sont du sexe masculin.

Des infestations ont été réalisées avec l'espèce *Mermis subnigrescens*. Chaque fois que le nombre des parasites était de 1, 2 ou 3, on obtenait des parasites femelles; de 3 à 23 il y avait un mélange des deux sexes; mais, dans tous les cas d'infestations où le nombre des parasites se trouvait supérieur à 24, ces animaux étaient tous du sexe masculin. CHRISTIE conclut de ses expériences que le milieu constitue un facteur important dans le déterminisme du sexe.

CAULLERY et COMAS (1928), étudiant la répartition des sexes dans l'espèce *Paramermis contorta*, parasite du Ver rouge des pêcheurs, constatent que le sexe dépend, dans une large mesure, du nombre des parasites simultanés et vraisemblablement des conditions de nutrition qui en résultent. Dans le cas d'un parasite, on ne trouve pour ainsi dire que des femelles, les quelques mâles rencontrés correspondent probablement à des hôtes malingres. On peut admettre que les mâles génotypiques de cette population ont été inversés en femelles phénotypiques que représentent peut-être les nombreux intersexués de ce lot. Dans le cas de deux parasites on a sensiblement égalité numérique des sexes, c'est à dire que le génotype de la population n'est pas altéré. A partir de trois parasites on trouve une prédominance de plus en plus forte des mâles.



L'ensemble des résultats concordants obtenus dans les diverses espèces de parasites nous montre que les conditions d'alimentation constituent un facteur du déterminisme du sexe et que de véritables inversions sexuelles peuvent être réalisées sous son influence. La présence des intersexués, signalée par les divers auteurs, nous marque les étapes de ces inversions sexuelles. Lorsque les conditions d'alimentation se trouvent par trop défectueuses, les organismes qui, dans des conditions normales, seraient devenus des femelles, changent de sexe et deviennent des mâles.

Ainsi, dans le groupe des Crustacés et dans celui des Nématodes, chez divers types parasites, une alimentation abondante se trouve être favorable au développement du sexe femelle. L'influence que peut exercer une riche alimentation sur l'apparition du sexe femelle est une thèse qui a été soutenue par de nombreux auteurs. C'est ainsi que pour REGNAULT (1913) l'abondance en réserves nutritives et les échanges rares favorisent l'apparition des femelles; la pénurie des réserves et les échanges rapides favorisent l'apparition des mâles. PITTIER (1916) étudie le pourcentage des sexes dans les naissances pour diverses tribus d'Indiens du Costa-Rica; il constate que la pénurie alimentaire entraîne une modification profonde de la proportion normale: 100 garçons pour 38 filles. D'après cet auteur le nombre des filles est d'autant plus grand que les conditions de la vie sont meilleures et inversement. COTTE (1928), dans son étude sur la spanogynie, cite un certain nombre de résultats statistiques qui semblent indiquer que les conditions de vie défectueuses conduisent à une augmentation du nombre des mâles.

Les méthodes statistiques dont nous venons de parler sont d'une interprétation fort délicate, elles doivent être complétées par la méthode expérimentale. PICTET (1905) a appliqué cette méthode aux Lépidoptères pour fixer l'influence de l'alimentation dans le déterminisme du sexe. Sous l'influence d'une mauvaise alimentation le nombre des naissances mâles augmente, toutefois les effets d'une bonne alimentation ne donnent pas une augmentation du nombre des femelles. HORSSAY (1903, 1907), dans ses élevages de poules carnivores a constaté une augmentation dans la proportion des mâles: 6 mâles pour 1 femelle. L'auteur rattache ce résultat aux conditions précaires de l'alimentation et aussi à l'influence de l'intoxication.

Aux exemples d'inversions sexuelles que nous venons d'étudier, il convient d'ajouter ceux que HOLDAWAY vient de découvrir chez les Insectes. Cet auteur a eu l'amabilité de nous envoyer le manuscrit d'une publication («Environment and Sex») sur ce sujet.

Dans l'Insecte braconide *Alysia manducator*, parasite des derniers stades larvaires des Diptères, il existe une corrélation très nette entre la taille des pupes parasitées et le sexe des parasites qu'elles portent. Dans les grandes pupes les parasites sont presque tous du sexe féminin. Ils sont en grande majorité du sexe masculin, chez les pupes de petites tailles. L'abondance de la nourriture est en corrélation avec la production des femelles, la pénurie de nourriture est en rapport avec la production des mâles.

HOLDAWAY a étudié les conditions expérimentales qui peuvent modifier la proportion des sexes pour l'espèce *Tribolium confusum*. Il a trouvé que diverses conditions, comme le changement d'état hygrométrique, les variations de la protéine alimentaire peuvent donner ce résultat; mais il n'a voulu faire une étude approfondie de la question que pour la condition d'alimentation parceque, là, il lui a été possible de réduire la mortalité à un minimum si faible que la seule interprétation possible des résultats obtenus se trouve être le renversement du sexe. Un semblable résultat est obtenu dans les expériences d'inanition de larves récemment écloses. Dans les trois séries d'expériences, portant chacune sur 150 larves, nous notons des pourcentages de mortalité très faibles: 0, 1,5 et 2 pour 100.

Les trois lots soumis à l'expérimentation et le lot témoin sont issus de la même souche. La seule différence qui existe entre ces quatre groupements est réalisée par le mode de nourriture. Les larves de contrôle sont pourvues de nourriture 12 heures après l'éclosion, tandisque les autres lots subissent les jeûnes respectifs suivants: 24 heures, 48 heures et 72 heures, avant d'être placés dans la farine. L'auteur a obtenu des résultats assez inattendus dans ces diverses expériences. En effet, tandisque le jeûne d'un jour entraîne l'apparition d'un excès de mâles (86 mâles pour 62 femelles), le prolongement du jeûne pendant deux ou trois jours entraîne au contraire comme conséquence l'apparition d'un excès de femelles (66 mâles pour 81 femelles après 68<sup>h</sup> de jeûne et 68 mâles pour 80 femelles après 72<sup>h</sup> de jeûne).

L'ensemble des résultats obtenus, tant sur *Alysia* que sur *Tribolium*, montre, comme HOLDAWAY le fait remarquer, que le

sexe, chez les Insectes, n'est pas irrévocablement fixé lors de la fécondation, mais que les conditions de milieu qui agissent sur la larve peuvent, dans certains cas, le modifier. Quel est ici le mécanisme de cette modification? Les résultats obtenus sur *Alysia* sont semblables à ceux déjà décrits sur les Crustacés et les Nématodes parasites, là encore, en effet, l'abondance de la nourriture favorise l'apparition du sexe féminin tandis que la pénurie entraîne le développement d'un plus grand nombre de mâles. Mais en ce qui concerne les expériences sur *Tribolium*, nous voyons que si, au début, l'absence d'alimentation favorise le sexe mâle, dès le deuxième jour, c'est le sexe femelle qui se trouve au contraire favorisé par l'absence d'alimentation. Nous saisissons ici toute la complexité du problème. Il apparaît que la détermination précise des conditions de polarisation cytoplasmique pourrait apporter quelques lumières sur l'interprétation de ces faits.

(b) *Règne végétal*. — Les effets de l'alimentation sur le changement de sexe chez les Végétaux ont été souvent constatés et chez les plantes inférieures il semble assez facile de provoquer une inversion sexuelle par des modifications dans les conditions de la nutrition.

D'après PRANDTL (1881) quand les prothalles de Fougères sont cultivés sans azote, ils ne produisent point d'archégones. KLEBS (1894) constate qu'une gêne dans la nutrition, soit par diminution de la pression d'oxygène, soit par diminution de l'activité chlorophyllienne entraîne l'absence des organes femelles. Ainsi, lorsque pareilles conditions défectueuses se réalisent chez *Vaucheria repens*, seules les anthéridies peuvent se former. NAGAI (1914) étudie l'influence de la nutrition et de la température sur la formation des organes sexuels. Pour certaines espèces les archégones ne se développent pas en l'absence d'azote, de phosphore ou de calcium, cependant que les anthéridies peuvent se former.

CZAJA (1921) distingue, au point de vue de l'influence des agents extérieurs sur les prothalles de Fougères homosporées, deux types de plantes. Dans le type A, le développement des prothalles dans les conditions normales donne toujours des archégones et des anthéridies. Dans des conditions encore mal précisées on peut obtenir des prothalles ne portant que des archégones, mais des conditions nutritives mauvaises ou un semis épais donnent des prothalles qui ne portent que des anthéridies. Dans le type B, les prothalles sont hermaphrodites, même lorsque les

conditions de nutrition sont mauvaises, comme par exemple dans les cultures sous tuile en solution privée d'azote; les conditions normales ne donnent que des prothalles femelles et pour avoir les prothalles mâles il faut faire des semis très serrés.

SCHRATZ (1928b) dit que la production des organes sexuels dans la Prêle *Equisetum arvense* est une question d'alimentation. Il peut par l'action d'une nourriture insuffisante obtenir 100 % de prothalles mâles.

Les divers résultats obtenus chez les Végétaux inférieurs sont donc favorables à la thèse de l'influence heureuse qu'exerce la bonne alimentation sur l'apparition du sexe femelle. Les résultats obtenus sur les plantes supérieures sont un peu moins nets, on trouve cependant un certain nombre d'exemples favorables à la thèse.

BORDAGE (1898) estime que le développement des fruits sur certains pieds mâles de Papayer est lié, dans certains cas, à une augmentation de nutrition du végétal. Alors, dit-il, une ou plusieurs fleurs mâles développent leurs rudiments d'ovaires et donnent des fruits.

GIARD (1898) cite quelques cas de transformation du sexe chez les Végétaux supérieurs; ces transformations semblent bien en rapport avec l'alimentation. Chez *Mercurialis annua*, il n'est pas rare de voir les pieds mâles produire des fleurs femelles dans leur inflorescence, mais ce fait se produit plus fréquemment chez les plantes vigoureuses végétant en sol riche. Chez divers Conifères monoïques; Pin, Sapin, Mélèze, certaines branches ayant produit antérieurement des fruits ne donnent plus que des fleurs mâles quand elles sont ombragées par de nouveaux rameaux ou affaiblies par toute action extérieure. Enfin, on a pu obtenir un changement complet de sexualité sur un pied de *Chladiantha dubia* à la suite d'une simple transplantation.

SCHAFFNER (1927) nous donne deux exemples d'une transformation sexuelle provoquée par les changements de l'alimentation. *Arisaema triphyllum* est une plante dioïque de la famille des Aroïdées qui, en sol riche et milieu humide, donne la transformation des plantes staminées en individus intermédiaires orientés vers le type femelle. Dans ces conditions, correspondant à une alimentation riche, les individus carpellés conservent leurs caractères sexuels. Si on oblige la plante à se développer en milieu sec, dans un sol pauvre, avec une surface foliaire diminuée, on obtient le phénomène inverse; les plantes carpellées et les types



intermédiaires évoluent vers le sexe mâle, les individus staminés conservent leurs caractères. *Arisaema draconti* présente, dans les conditions de vie normale, des individus staminés, qui sont les plus nombreux, et quelques types monoïques. Un traitement semblable à celui qui a été appliqué à l'espèce *A. triphyllum* transforme les individus staminés en types monoïques et les types monoïques en plantes staminées. (SCHAEFFNER ne précise pas d'une façon claire si, comme cela paraît probable, cette dernière transformation vers le sexe mâle a bien été obtenue comme pour l'exemple précédent par l'action d'une alimentation médiocre.)

LAURENT, E. (1903) a fait des expériences sur l'influence de l'alimentation minérale dans la production des sexes chez le Chanvre, la Mercuriale et l'Épinard. Les deux premières espèces n'ont donné aucun résultat mais la sexualité de l'Épinard s'est montrée sensible aux variations de l'alimentation. Des plantes monoïques ont apparu dans les cultures; l'axe principal portait les fleurs femelles tandis que sur les rameaux latéraux les fleurs mâles étaient plus nombreuses. Un excès d'engrais azoté ou de chaux donne davantage de pieds mâles; l'abondance de potasse ou d'acide phosphorique augmentent au contraire le nombre des pieds femelles. SPRECHER (1913) estime que les résultats ainsi obtenus ne sont pas démonstratifs parce que le nombre des plantes étudiées par l'auteur a été trop restreint.

Les recherches de LAURENT envisagent l'influence de la qualité de l'aliment sur le déterminisme du sexe. C'est à ce point de vue que se place AMAR (1927, 1929) quand il note que la consommation des aliments hydrocarbonés favorise, à son avis, la naissance des mâles. Les recherches faites au point de vue de l'influence de la qualité des aliments sont encore trop peu nombreuses pour qu'on puisse en dégager un résultat de portée générale.

Il n'en est pas de même, comme nous l'avons vu, de la question relative à l'abondance de l'alimentation; toutefois, les divers arguments apportés en faveur de la thèse qui prétend que l'alimentation abondante est favorable au sexe femelle sont loin d'avoir tous la même valeur. Il faut constater d'abord, comme le montraient déjà les travaux de C'ÉNOT (1899), que toutes les espèces ne sont pas également favorables à l'expérimentation sur ce sujet. En ce qui concerne les Végétaux, GILLOT (1924) pense que la germination capricieuse de la graine de *Mercurialis annua* rend très contestables les résultats que l'on a pu obtenir jusqu'ici



dans les recherches sur l'influence de l'alimentation dans le déterminisme du sexe de cette espèce. SPRECHER (1913) montre que chez *Rumex acetosa* l'alimentation n'a aucune influence sur le sexe des graines. D'après HYMAN (1928) les résultats obtenus par NUSSBAUM sur les Hydres ne doivent pas être acceptés. On sait que, suivant ce dernier auteur, l'inanition provoquait l'apparition des mâles et une riche nourriture favorisait, au contraire, le développement des femelles.

Même en tenant compte de la valeur de ces critiques il faut remarquer qu'elles ne visent que des cas particuliers et qu'elles font seulement ressortir les difficultés du sujet. Il n'en reste pas moins établi, sur un assez grand nombre d'exemples, que l'alimentation est un facteur capable d'entraîner des modifications dans la sexualité et cela, jusqu'à l'inversion du sexe.

(c) *Interprétation des résultats.* — Dans les divers résultats positifs que nous avons décrits cette influence de l'alimentation avait un sens bien déterminé. Une nourriture abondante était plus favorable au développement du sexe féminin, une pénurie d'aliments facilitait l'apparition du sexe masculin. Le fait se retrouve chez des types aussi éloignés que les Vers et les Cryptogames; nous devons donc nous demander si, comme le pensent certains auteurs, il n'y a pas là l'expression d'une loi générale de la sexualité. Une conclusion affirmative aurait un intérêt évident au point de vue de l'orientation des recherches sur ce sujet.

En réalité, il y a un certain nombre de faits bien établis qui donnent des résultats opposés à cette thèse. MOLLIARD (1897) dans ses recherches sur le déterminisme du sexe chez le Chanvre nous montre que, contrairement à la théorie généralement admise, la transformation des fleurs mâles en fleurs femelles s'opère, pour le Chanvre, dans des conditions désavantageuses pour l'appareil végétatif. On a parfois reproché, avec raison, aux méthodes statistiques, de nous renseigner d'une façon plus précise sur la résistance de tel ou tel sexe à des conditions déterminées d'alimentation que sur le déterminisme du sexe lui même. Ces critiques n'ont ici aucune valeur car l'auteur, en tenant compte de toutes les graines semées, trouve la proportion de 290 femelles pour 100 mâles, proportion tout à fait anormale. «Il me paraît donc évident qu'ici, parmi les individus femelles, s'en trouvent provenant de graines qui, dans les conditions normales, auraient donné des individus mâles» (MOLLIARD, p. 793).

La preuve existe d'ailleurs de la justesse de cette interprétation car, sur un pied isolé, on assiste à la transformation d'un sexe dans l'autre. Or, les pieds de Chanvre étaient dans de mauvaises conditions, leur taille dépassait à peine 0<sup>m</sup>,20, ils étaient très peu ramifiés et mourraient peu de temps après la floraison. La transformation des fleurs mâles en fleurs femelles s'opère donc chez le Chanvre dans des conditions d'alimentation défavorables. Les expériences de HOLDAWAY nous donnent sur l'Insecte *Tribolium*, la transformation de mâles en femelles par inanition prolongée.

Le résultat obtenu par CHAMPY sur le Triton peut-être rapproché de celui du Chanvre. CHAMPY (1921) a pu obtenir, par l'action du jeûne, une véritable inversion sexuelle or, ici, l'insuffisance de l'alimentation a favorisé l'apparition du sexe femelle, après la régression du testicule.

D'autre part STIEVE (1925) nous montre qu'en obligeant des Oies mâles à prendre une nourriture abondante, par le gavage, on peut obtenir une régression du testicule. Ainsi, alimentation réduite d'une part, alimentation exagérée d'autre part, peuvent donner au point de vue de l'action sur la sexualité des résultats analogues.

Nous saisissons bien ici l'insuffisance de la conception qui envisage l'alimentation abondante comme favorable à l'apparition du sexe féminin, l'alimentation insuffisante favorisant le sexe masculin. Non seulement cette conception présente des exceptions remarquables comme celles signalées par MOLLIARD, par CHAMPY, par HOLDAWAY, mais en outre, comme le montre la comparaison avec les résultats de STIEVE, elle ne nous permet pas de pénétrer dans l'intimité des phénomènes. Il en résulte que, même en donnant au terme loi le sens relatif que nous sommes obligés de lui attribuer en Biologie, il ne nous est pas possible de l'utiliser ici. Le facteur alimentation présente une action par trop complexe sur la sexualité pour qu'il soit possible d'exprimer cette action par la formule simple proposée. Nous devons cependant reconnaître qu'il semble bien y avoir dans la conception exprimée par cette formule un reflet de la vérité. L'étude détaillée d'un changement de sexe chez le Triton va nous permettre de pénétrer d'une façon plus parfaite dans l'intimité du phénomène suivant lequel l'action de l'alimentation peut se faire sentir dans la sexualité.

CHAMPY (1921) a obtenu un cas d'inversion sexuelle sur l'espèce *Triton alpestris* par une modification dans les conditions de la nutrition.

Si on soumet des Tritons mâles à un jeûne sévère au moment où va se produire la poussée annuelle de la spermatogénèse, on supprime cette spermatogénèse et aussi l'apparition des caractères sexuels extérieurs. Le testicule de l'animal présente alors des gonocytes primitifs et des spermatogonies secondaires. Ces spermatogonies sont fréquemment en voie de régression massive à l'automne. Chez deux animaux tués au printemps après avoir subi la castration alimentaire, CHAMPY a trouvé le testicule remplacé anatomiquement par une bande graisseuse longitudinale plus longue que l'organe; en dehors de cette graisse il existait des groupes épars de gonocytes indifférents. Les animaux présentaient alors l'aspect morphologique du mâle en hiver; une ligne noire et jaune était à la place de la crête, la queue était sub-cylindrique, il n'y avait pas de pigment bleu clair, le dos était bleu noir foncé.

Deux des Tritons en expérience présentèrent une évolution particulière deux mois après avoir été intensément renourris. La teinte bleu foncée presque homogène du dos devint d'un ton verdâtre avec marbrure nette, la ligne jaune dorsale était atténuée. Les animaux avaient acquis des caractères de femelles. L'un d'eux fut sacrifié, il était porteur d'une bande adipeuse avec spermatogonies indifférentes rares, comme dans les cas précédents.

L'autre Triton fut conservé. Son histoire antérieure était parfaitement connue. Au moment de sa capture, c'était un mâle complet et normal; en 1920, il avait fécondé les œufs d'une femelle et cette fécondation avait donné des têtards normaux. Or, l'examen histologique révéla chez lui, en 1921, les caractères suivants: la bande adipeuse qui existait dans les autres types était ici plus développée, en dedans de cette bande se trouvait un oviducte caractérisé. L'organe situé entre la trompe et la bande adipeuse était un ovaire constitué par des ovocytes jeunes et de nombreux gonocytes indifférents en train de se transformer en ovocytes. Les images données par l'auteur ne laissent aucun doute à ce sujet. En somme, l'animal présentait l'état ovarien d'une femelle jeune; il y avait donc eu inversion sexuelle totale.

DE BEAUMONT (1929) a essayé de réaliser, par modification de l'alimentation, chez l'espèce *Triton cristatus*, l'inversion du

sexe constatée pour *T. alpestris*. Les animaux privés de nourriture maigrissent, les testicules diminuent de taille. Lorsqu'on donne de nouveau de la nourriture aux animaux en expérience, ils engraisent et la spermatogonie reprend normalement. L'auteur n'a donc pas obtenu d'inversion sexuelle, toutefois le testicule d'un des animaux examinés contenait quelques ovocytes. L'action d'une alimentation insuffisante provoque donc, tout au moins, la réalisation d'une tendance à l'inversion du sexe. Les résultats négatifs obtenus par DE BEAUMONT montrent simplement les difficultés du problème. Il reste à préciser les conditions expérimentales qui, par des alternances de périodes de diète et de nutrition convenables, permettraient d'obtenir d'une façon à peu près régulière l'inversion sexuelle totale, chez les espèces favorables.

Les résultats obtenus par CHAMPY méritent de nous arrêter, non seulement parcequ'ils sont nettement contraires à toutes les théories du prédéterminisme du sexe comme le fait remarquer cet auteur, mais surtout parcequ'ils nous montrent que les variations du métabolisme général, provoquées ici par une modification dans l'alimentation, peuvent entraîner un véritable changement de sexe.

Quel est le résultat provoqué par le jeûne chez les Tritons ? Il entraîne d'une façon constante la production d'une bande adipeuse dans la région du testicule. La genèse de cette bande adipeuse est d'autant plus remarquable que nous sommes en présence d'animaux amaigris par le jeûne. Ce fait apporte la preuve de l'apparition d'un métabolisme nouveau en ce qui concerne les graisses. Ce métabolisme est certainement différent de la normale quant à la répartition des lipides puisqu'il aboutit à la genèse de la bande adipeuse supplémentaire. Parallèlement à cette perturbation du métabolisme des graisses nous voyons apparaître chez les animaux mâles des caractères sexuels du type femelle et là où cette perturbation des lipides a atteint son maximum d'intensité, comme le prouve la taille de la bande adipeuse, la transformation de l'organisme vers le sexe féminin est arrivée à son maximum d'intensité puis qu'elle a réalisé l'inversion sexuelle.

Nous pensons que le parallélisme remarquable qui existe entre ces phénomènes doit suggérer l'idée d'une relation probable entre eux. Cette relation, la deuxième loi de sexualisation cytoplasmique nous la montre d'une façon évidente. Nous avons vu

en effet que les différences de nature et de proportions dans les réserves lipoïdes et graisses constituent un caractère de sexualisation du cytoplasme et que la polarisation des cellules dans le sens femelle est corrélative d'un enrichissement en graisses du milieu nutritif de ces cellules. Or, ici, l'enrichissement en graisses de la zone où se polarisent les cellules sexuelles est démontré par l'apparition, dans cette zone, de la bande adipeuse supplémentaire et la nouvelle polarisation des cellules germinales, qui de spermatocytes deviendront ovocytes, apparaît clairement comme la conséquence directe des faits que permettaient de prévoir la deuxième loi de sexualisation cytoplasmique.

STIEVE (1925), dans ses expériences sur le gavage des Oies, constate que chez le mâle dont le testicule est encore peu développé, le gavage inhibe le développement de l'organe sexuel, il ne se forme pas de spermatozoïdes; par contre l'interstitielle se charge de graisses. Si le gavage est pratiqué au début du rut, il donne des résultats différents, suivant la docilité des animaux. Quand l'animal engraisse, le testicule dégénère mais quand l'animal n'engraille pas la spermatogénèse se trouve au contraire accélérée. Il apparaît ainsi un véritable antagonisme entre la spermatogénèse et le dépôt de substances grasses. La polarisation des cellules sexuelles dans le sens mâle se montre, ici encore, incompatible avec un certain état de métabolisme qui entraîne une hyperproduction de graisses et ce fait est en accord avec la sexualisation cytoplasmique.

Les résultats de CHAMPY et ceux de STIEVE, envisagés comme des conséquences de la grandeur de la ration alimentaire, apparaissent tout à fait paradoxaux puisque l'alimentation insuffisante, d'une part, l'alimentation pléthorique, d'autre part, donnent des résultats semblables; considérés à la lumière de la notion de polarisation sexuelle ces deux résultats sont parfaitement clairs, ils sont l'un et l'autre des conséquences des nouvelles conditions de sexualisation apportées par l'alimentation.

Si les divers cas de renversements du sexe provoqués par l'action de l'alimentation n'ont pu nous permettre de formuler l'énoncé d'une loi, nous avons vu toutefois que la théorie généralement acceptée, tout en étant incapable de traduire toute la complexité des faits, n'en apportait pas moins un reflet de la vérité. Quelle est la signification de cette vérité partielle ?



Nous savons que, dans la grande majorité des cas, les inversions sexuelles obtenues ont montré que l'alimentation abondante est plus favorable au sexe femelle alors que l'alimentation insuffisante favorise le sexe mâle. Les conditions qui doivent être réalisées pour la polarisation des cellules de l'organisme vers le sexe femelle sont corrélatives d'une plus grande production de graisses; une alimentation abondante, génératrice de réserves, sera, en général, favorable à cette polarisation. La polarisation des cellules de l'organisme vers le sens mâle est au contraire corrélative d'une genèse de graisses plus faible. La nutrition insuffisante favorisera, en général, la réalisation de semblables conditions. Ainsi les notions de sexualisation cytoplasmique et de polarisation sexuelle, en nous apportant une interprétation rationnelle des faits constatés, nous ont permis de faire une étude plus approfondie des cas d'inversions sexuelles qui sont les conséquences des perturbations de l'alimentation.

### 3. L'action des mutilations ou traumatismes

Les mutilations et les traumatismes provoquent des perturbations dans le métabolisme général de l'organisme, ces perturbations peuvent avoir pour conséquences de véritables inversions sexuelles.

*Carica papaya* est un arbre dioïque de la famille des Bixacées. Il existe de grandes différences entre la fleur mâle et la fleur femelle. La fleur mâle est gamopétale, en tube, de 2<sup>mm</sup>,5 de long sur 1<sup>cm</sup>,5 de large à l'ouverture et 2<sup>mm</sup> de diamètre immédiatement au dessous, elle a 10 étamines disposées sur deux verticilles. La fleur femelle est beaucoup plus grande, elle est dialypétale en cloche de 5<sup>cm</sup> de profondeur et 4<sup>cm</sup> de diamètre; elle n'a pas d'étamines, l'ovaire est supère avec 5 stigmates. Malgré ces grandes différences anatomiques un Papayer mâle peut parfaitement se transformer en Papayer femelle, assurer le développement des fleurs pistillées et la genèse des fruits sous l'influence d'une mutilation.

BORDAGE (1898) a précisé les conditions dans lesquelles devait être opérée cette mutilation pour entraîner l'inversion sexuelle. L'opération doit se faire avant l'éclosion des premières fleurs, au début de l'apparition des premiers rudiments de l'inflorescence mâle; ces rudiments doivent être enlevés. Il faut opérer sur des Papayers vigoureux et prendre des sujets disposés à fleurir la première année de leur existence. Cette dernière condition qui

exprime une qualité de la constitution interne du végétal est elle même une conséquence lointaine de l'action du milieu car à La Réunion les arbres qui se développent dans la montagne la réalisent et ceux qui poussent en plaine ne la possèdent pas.

Au cours de ses recherches sur la genèse des espèces, BLARINGHEM a étudié l'influence des traumatismes. Il a montré qu'une mutilation violente est un moyen puissant pour déterminer des variations brusques héréditaires et progressives. Dans ses travaux, l'auteur a été amené, fortuitement, à décrire quelques inversions sexuelles dues à des traumatismes. C'est ainsi que dans la description de la genèse d'une espèce de Maïs nouvelle et stable *Zea mays procoar* obtenue par l'action de traumatismes sur *Zea mays pennsylvanica*, nous détachons la phrase suivante: «En Juillet 1902, j'ai fait la section transversale de la tige du maïs de Pensylvanie au ras du sol, au moment où la panicule mâle allait apparaître. Des rejets se développèrent immédiatement après la section dont plusieurs anormaux. L'un d'eux était terminé par une grappe florale dont les épillets mâles étaient tous métamorphosés en épillets femelles et me donna à la mi octobre 60 graines mûres» (BLARINGHEM 1906a, p. 246).

Dans une autre variété nouvelle de maïs, *Zea mays*, var. *pseudoandrogyna*, obtenue également par traumatisme, l'auteur (1906b) signale l'apparition de trois étamines dans les épis au moment de la maturation des graines.

PRICHARD (1916) a pu obtenir des changements de sexe dans le Chanvre par l'effet de mutilations. En enlevant des feuilles et des fleurs, l'auteur a provoqué des renversements de sexe sur 25 plantes femelles et sur 4 plantes mâles.

Chez les Animaux les opérations de castration, qui sont des cas particuliers de mutilations, ont permis d'obtenir des inversions sexuelles. C'est dans le groupe des Batraciens que les résultats les plus décisifs ont été obtenus.

HARMS (1923), en enlevant le testicule à des adultes mâles de l'espèce *Bufo vulgaris* et en nourrissant ses animaux avec des substances riches en lipoides et lecithines, avec intercalation de périodes d'inanition, obtient la transformation de l'organe de BIDDER en un ovaire et le Crapaud mâle perd ses caractères masculins pour prendre des caractères de femelle.

PONSE a pu masculiniser deux jeunes femelles encore immatures par greffe de testicules avec ou sans castration préalable et

faire apparaître chez ces animaux les callosités du doigt caractéristiques du sexe mâle.

La féminisation des Crapauds mâles a été obtenue par deux procédés: soit en greffant sur des mâles castrés des fragments d'ovaires à la place des testicules; (WELTI (1925) a montré que dans ce cas la présence du tissu ovarien entraîne le développement des oviductes); soit encore par le procédé utilisé par HARMS, procédé qui a permis à PONSE d'obtenir une inversion sexuelle totale.

La castration chez le Crapaud mâle entraîne le développement des organes de BIDDER. Ces organes, qui ont normalement la structure d'ovaires très jeunes arrêtés dans leur évolution, prennent, en deux ou trois ans, un développement nouveau et donnent des ovaires véritables, producteurs d'ovocytes; ces ovocytes sont d'aspect normal et riches en vitellus. Parallèlement à cette transformation, les oviductes se développent et acquièrent les dimensions et la structure de ceux des femelles véritables. Il s'agit là d'une féminisation vraie, en ce sens que c'est une partie du tractus génital du mâle lui même qui se transforme sur place en ovaire. Ces ovules de mâles doivent avoir la même constitution héréditaire que toutes les autres cellules de l'organisme mâle dont ils proviennent. La féminisation obtenue par ce procédé est vraiment totale, car le mâle ainsi transformé pond des œufs fécondables et susceptibles de donner naissance à des organismes bien conformés.

Dans les expériences de PONSE, deux Crapauds mâles, féminisés par la castration en 1922, ont pu, en 1925, après accouplement, pondre des œufs: parmi les têtards issus de ces œufs, 9 ont pu être élevés jusqu'à la métamorphose, ils ont donné 5 mâles, 3 femelles et un hermaphrodite latéral. Dans une autre expérience les œufs d'un Crapaud ainsi féminisé ont donné 22 têtards normaux. Enfin, avec une autre ponte, l'auteur a obtenu 495 têtards bien conformés.

Ces recherches démontrent la possibilité d'obtenir une véritable inversion fonctionnelle de la sexualité. Un animal, d'aspect mâle, ayant fonctionné comme mâle, peut, après ablation des testicules, réaliser le développement de son ovaire non fonctionnel, s'accoupler en qualité de femelle et pondre des œufs normaux. «La transformation vraie des cellules germinales mâles en cellules reproductrices femelles est désormais un fait hors de doute» (PONSE, 1926).

Les résultats obtenus par ces recherches présentent évidemment un très grand intérêt et PONSE en tire des déductions au point de vue de la génétique, mais les éclaircissements que nous pouvons en retirer quant aux conditions physico-chimiques de l'inversion sexuelle sont très faibles. Cependant, ces éclaircissements nous paraissent présenter une grande importance et l'orientation des recherches dans cette voie nous paraît fort désirable.

Jusqu'à ce jour, seuls les travaux sur le problème génétique ou le problème hormonal ont préoccupé les auteurs. Il est douteux, cependant, quel que soit l'intérêt incontestable que présentent ces recherches, qu'elles soient susceptibles d'éclairer la question à un point de vue très général. C'est pour faire ressortir la probabilité de cette insuffisance que nous avons rapproché le cas de l'inversion sexuelle des Batraciens, obtenue par ablation des organes de BIDDER, des inversions sexuelles obtenues chez les Végétaux par l'action des traumatismes. Etant donné ce que nous savons sur les hormones et sur les chromosomes des Végétaux il semble difficile d'imaginer que l'explication hormonale ou mendélienne dégagée de l'étude des Batraciens puisse avoir une portée générale et s'appliquer aux Végétaux.

En réalité, dans les deux cas, l'inversion sexuelle est la conséquence des perturbations du métabolisme causées par une mutilation convenable, seules les précisions physico-chimiques que nous pourrions acquérir sur la nature de ces perturbations du métabolisme seront susceptibles d'éclairer le problème de l'inversion du sexe envisagé dans sa généralité. Explication chromosomique, explication hormonale ne peuvent avoir qu'une portée limitée, elles nous donneront des indications précieuses sur un des aspects du mécanisme de l'inversion sexuelle, pour un groupe déterminé, mais elles paraissent incapables de nous faire pénétrer dans l'intimité du phénomène de la sexualité en ce qu'il a de vraiment général et, par conséquent, de véritablement fondamental.

#### 4. Les facteurs pathologiques

CREW (1923) a fait l'étude de divers cas de renversement du sexe chez la Poule. Il a décrit divers exemples d'hermaphroditisme et de changement partiel du sexe avec prédominance du sexe mâle chez les Poules. Mais le cas le plus intéressant décrit par cet auteur est celui d'un complet renversement du sexe obtenu chez

une Poule Orpington fauve. Ce cas, tout à fait net, mérite d'être étudié avec attention.

La poule en question était âgée de trois ans et demi, elle était bonne pondeuse et mère de plusieurs poussins. Or, en automne 1920 elle cessa de pondre et elle prit les caractères du coq Orpington, crête et ergots; toutefois elle restait indifférente au point de vue sexuel. En avril 1921 le développement de la crête s'accrut et l'animal prit le plumage du coq; en février 1922 les instincts sexuels du mâle étaient, chez elle, nettement marqués. Mise en présence d'une poule vierge de la même race l'animal féconda cette poule; les spermatozoïdes étaient d'ailleurs normaux. Après incubation deux des œufs obtenus par l'accouplement réalisé donnèrent des poussins normaux.

Le renversement du sexe est ici tout à fait typique et son développement a été soigneusement suivi. L'animal a été une femelle fonctionnelle normale dans la première partie de sa vie, puis son tissu ovarien a été remplacé par un tissu spermatique fonctionnel et la Poule est réellement devenue un Coq. CREW dont les idées se rattachent cependant aux conceptions mendéliennes sur le sexe écrit: «The fact that one of these fowls, kept under closest observation, had during the first three years of its life appearance, behaviour and functional powers of a hen and then later assumed the attributes of a cock, makes it clear that the type of sex-organisation and of the reproductive functioning of the individual are not irrevocably decided by the sex-chromosome constitution» (p. 273). La constitution chromosomique ne décide donc pas irrévocablement du sexe, il y a d'autres facteurs.

Pouvons nous préciser ici la nature de ces facteurs? Quelle fut la cause de l'inversion sexuelle si nette et si soigneusement contrôlée?

L'Orpington fauve mourut de maladie en décembre 1922. L'autopsie montra que le foie avait acquis une grande taille, l'intestin avait été envahi par une tumeur. L'animal avait été frappé par une tuberculose de l'abdomen et la tumeur tuberculeuse avait envahi graduellement les divers organes abdominaux. L'auteur reconnaît que l'existence de la tumeur, en modifiant le métabolisme, a donné une constitution mâle à un organisme qui est une femelle génotypique. Les perturbations du métabolisme sont donc capables de provoquer une inversion sexuelle totale et bien caractérisée.



Il serait très important de savoir avec précision par quel mécanisme intime cette perturbation du métabolisme agit sur la sexualité. CREW nous donne une explication des phénomènes basée sur la théorie de GOLDSCHMIDT. Les caractères sexuels de l'individu dépendent probablement de l'équilibre entre les facteurs physiologiques antagonistes que détermine la constitution chromosomique. Pour GOLDSCHMIDT la différence essentielle entre un mâle et une femelle n'est pas une différence qualitative dans le processus physiologique de la différenciation sexuelle mais plutôt une différence dans l'époque à laquelle ces processus opèrent au cours du développement. On admet que la différence essentielle entre le mâle et la femelle est réalisée par le mécanisme qui décide, au cours du développement de certains organes, si les réactions déterminantes seront mâles ou femelles. Le facteur féminité étant prédominant chez les femelles et le facteur masculinité prédominant chez les mâles.

CREW constate que le facteur milieu peut coopérer avec les facteurs génétiques. L'auteur schématise, pour le cas examiné, cette coopération, de la façon suivante. Pendant la vie embryonnaire les substances qui déterminent la féminité se trouvent en excès, la différenciation de la gonade et le développement des divers caractères sexuels s'effectuent sous cette influence. La naissance des ovocytes mettra désormais obstacle à l'action des réactions déterminantes du sexe mâle; telle est l'évolution de la femelle normale. Supposons qu'une cause perturbatrice du métabolisme crée des conditions défavorables aux ovocytes ou que d'autres conditions surgissent qui soient favorables au développement continu des cordes sexuelles; l'action inhibitrice de l'ovaire ayant disparu, les réactions qui déterminent le sexe masculin deviennent capables de se manifester et l'individu devient un mâle, parceque le facteur masculinité est devenu prédominant.

Cette explication a l'avantage de concilier la théorie chromosomique avec l'intervention du facteur milieu, mais elle nous donne seulement une image superficielle de ce que les phénomènes pourraient être. Même en admettant que tout se passe suivant la description de CREW, nous devons convenir que notre connaissance de l'inversion sexuelle reste bien vague. Nous ne connaissons rien de précis sur les facteurs M et F, masculinité et féminité, facteurs dont l'intervention explique cependant tous les phénomènes. En particulier, pour tout observateur qui ne limite pas

les problèmes de la sexualité aux conceptions chromosomiques et hormonales, il apparaîtra comme très important de savoir, non pas seulement qu'une cause perturbatrice dans le métabolisme a créé des conditions défavorables au développement des ovocytes, mais précisément pourquoi et par quel mécanisme tel facteur a créé ces conditions défavorables. C'est là, à notre avis, que se trouve l'intérêt primordial de la question.

En ce qui concerne le cas du renversement sexuel obtenu chez la Poule par l'action de la tuberculose, l'étude de CREW est tout à fait remarquable par la précision des observations faites. Ce cas n'est pas isolé chez les Oiseaux et RIDDLE (1924) a décrit l'inversion complète du sexe chez un Pigeon adulte.

Il s'agit d'une femelle de l'espèce *Streptopelia risoria* qui, après avoir pondu des œufs comme une femelle normale, cessa de pondre pour acquérir le comportement et l'allure d'un mâle et, cela, à un point tel, que l'oiseau fut considéré pendant un certain temps comme un mâle. L'animal mourut 44 mois après avoir pondu son dernier œuf, l'autopsie révéla l'existence d'une tumeur tuberculeuse qui avait détruit l'ovaire.

RIDDLE a constaté que d'autres cas de tuberculose chez la Pigeonne sont accompagnés de modifications des caractères de l'animal vers le sexe mâle. Il rappelle les résultats de CORDIER (1923) sur le métabolisme des tuberculeux et conclut que puisque la tuberculose peut provoquer une augmentation de l'intensité du métabolisme, c'est cette augmentation du métabolisme qui a provoqué le changement de sexe.

Si les observations faites par RIDDLE sur le mécanisme du changement de sexe de la Pigeonne se trouvent comporter moins de précisions que le cas décrit par CREW, l'explication qu'il nous donne est plus satisfaisante. Le problème est assez important pour mériter une étude approfondie.

L'action de la tuberculose a provoqué chez les Oiseaux des changements de femelles en mâles. Connaissons nous avec assez de précision les transformations du métabolisme causées par la tuberculose pour comprendre les raisons physico-chimiques de l'inversion sexuelle causée par cette maladie ?

L'étude de la tuberculose a été l'objet d'un grand nombre de recherches et, si les résultats des auteurs ne sont pas toujours parfaitement concordants, il n'en est pas moins vrai que nous pouvons dégager de l'ensemble des recherches une opinion ration-

nelle sur les conditions nouvelles du métabolisme que crée l'état de tuberculose.

GRAFE (1910—1920) a mesuré l'intensité du métabolisme de base chez les tuberculeux dans des cas divers de tuberculose pulmonaire. En général, les échanges respiratoires sont accrus et, dans les poussées fébriles, le métabolisme de base peut augmenter de 67 %. Mais, même en l'absence de toute élévation anormale de température, l'auteur a constaté une augmentation notable des échanges respiratoires. Dans 7 cas sur 10, ces échanges se trouvaient avoir subi une augmentation de 20 à 30 %. GRAFE considère comme démontré que l'infection tuberculeuse peut, par elle-même, en l'absence de tout processus fébrile, provoquer une augmentation de la production de chaleur. L'élévation du métabolisme de base est d'autant plus remarquable que l'état de dénutrition propre à la plupart de ces malades est de nature à diminuer les échanges respiratoires.

Presque tous les auteurs ont fait des constatations semblables. DAUTREBANDE (1923) note que le métabolisme des tuberculeux, en dehors des périodes fébriles, est, en général, élevé et instable. CORDIER (1923) fait ressortir les difficultés de recherches sur un semblable sujet mais il conclut cependant que dans la tuberculose pulmonaire incipiente, les influences thermiques étant éliminées, l'exagération brusque du métabolisme basal au début d'une poussée évolutive est un élément de mauvais diagnostic. Il estime que l'augmentation de métabolisme est, dans la plupart des cas, en corrélation avec une phase d'hyperthyroïdie.

La conception classique est donc l'augmentation de l'intensité des oxydations chez les tuberculeux. Il est vrai que d'après MONCEAUX (1927) le métabolisme du soufre des tuberculeux exprimerait un ralentissement des oxydations et cet auteur (1929) a élaboré une théorie qui est exactement l'inverse des notions généralement admises. Les données classiques reposent cependant sur un grand nombre de constatations; elles sont même couramment utilisées en clinique et SUAU (1925) décrit les renseignements que la connaissance du métabolisme basal peut apporter sur ce sujet. Le taux du métabolisme de base est très variable chez un même tuberculeux, il paraît cependant accru et en relation avec la gravité de l'infection. Au cours du traitement par pneumothorax artificiel le métabolisme basal s'abaisse se stabilise et revient à la normale quand la guérison est obtenue.

De l'ensemble de ces études il résulte qu'une des conséquences du développement de la tuberculose dans l'organisme est de provoquer un trouble dans le mécanisme des oxydations cellulaires. Puisque ce trouble se traduit par une augmentation du métabolisme, il place l'organisme dans des conditions qui le rapprochent davantage des conditions réalisées normalement par un organisme mâle (chap. X). Si nous faisons appel à la notion de polarisation sexuelle, nous pouvons comprendre que, dans ces conditions nouvelles, la polarisation des cellules de l'organisme femelle puisse se trouver modifiée dans le sens mâle.

Des précisions plus nettes peuvent encore être données au sujet de ces conditions nouvelles dans lesquelles s'effectue le métabolisme cellulaire du tuberculeux. FERREIRA DE MIRA fils (1928) a étudié le pouvoir réducteur des tissus du Cobaye tuberculeux. Il a mesuré par la méthode du m-dinitrobenzol le pouvoir réducteur des cellules du foie et des cellules musculaires. En comparant ce pouvoir réducteur à celui des tissus homologues provenant de l'animal sain, il est arrivé à la conclusion suivante: le pouvoir réducteur des tissus de l'animal tuberculeux subit une diminution quand l'infection tuberculeuse est généralisée. Les résultats obtenus sur la sexualisation cytoplasmique nous permettent de concevoir que, toutes choses égales d'ailleurs, le tissu de l'organisme femelle se montre plus réducteur que le tissu homologue de l'organisme mâle de la même espèce. Ainsi les conditions de développement des cellules de l'organisme femelle tuberculeux se sont éloignées des conditions dans lesquelles s'effectue la polarisation normale des cellules femelles pour se rapprocher des conditions de polarisation dans lesquelles évoluent les cellules du sexe masculin.

Enfin, nous savons que la réaction de MANOÏLOFF est un moyen de faire apparaître précisément une différence chimique entre les sexes dans le sens prévu par la sexualisation cytoplasmique, or, POROW, en appliquant cette réaction, a constaté que les femmes atteintes de tuberculose donnaient, avec la méthode, une réaction du type masculin.

Ainsi, que nous examinions l'état général du métabolisme basal de l'organisme tuberculeux, le pouvoir réducteur de ses tissus, les qualités chimiques de son sang, nous arrivons toujours à cette conclusion que les conditions générales de la nutrition cellulaire de cet organisme ont rapproché ses cellules des conditions



de polarisation vers le sexe mâle. Les constatations faites par CREW de la transformation graduelle d'une Poule qui, sous l'influence de la tuberculose, a pu, peu à peu, acquérir les caractères sexuels mâles et cela jusqu'à l'inversion totale du sexe, nous apparaissent comme des conséquences de la modification des conditions du métabolisme intime des tissus. Les conditions du métabolisme ayant été rapprochées de celles qui sont réalisées par les cellules se développant dans le sens mâle ont entraîné une polarisation sexuelle nouvelle qui a provoqué l'inversion sexuelle.

Nous pouvons faire sur l'exemple de ce changement de sexe les mêmes constatations que celles qui ont été faites au sujet des phénomènes d'intersexualité, à savoir que la notion de polarisation sexuelle a une signification très générale et qu'elle peut s'appliquer non seulement aux cellules sexuelles proprement dites mais aussi aux cellules somatiques dans la mesure même où ces cellules somatiques expriment des caractères en rapport avec la sexualité.

### 5. L'oxygène du milieu

GOETSCH (1927) étudiant les conditions de la sexualité chez les Hydroïdes d'eau douce a montré que la formation des produits sexuels peut-être provoquée par des changements minimes dans les conditions du milieu (température, alimentation). Les essais d'inversion sexuelle par modification du milieu ont donné des résultats négatifs; ni les changements de pH, ni la concentration en NaCl, ni l'alimentation au moyen de fragments provenant des glandes sexuelles mûres n'ont pu intervertir le sexe. Mais il se trouve que les individus qui, à un moment donné, sont colonisés par des algues symbiotiques (*Chlorella*) changent automatiquement de sexe. Dans l'espèce *Chlorohydra* les changements de condition de la symbiose, obtenus en établissant ou supprimant la colonisation par les Algues, permettent d'obtenir des individus soit mâles soit femelles.

Ces conditions d'inversion sexuelle par la colonisation des Algues nous paraissent pouvoir se rattacher à l'action de l'oxygène du milieu, oxygène produit par la fonction chlorophyllienne des algues en symbiose. L'étude des Rotifères va nous permettre de concevoir comment cette qualité physico-chimique du milieu, abondance et état de l'oxygène, pourrait constituer une cause de polarisation sexuelle.



L'alternance des générations qui, chez les Rotifères, se succèdent suivant un rythme cyclique paraissant en relation avec les saisons, peut-être envisagée comme un exemple de l'influence du milieu sur la production d'un sexe. Les générations sexuées diffèrent en effet des générations parthénogénétiques par la présence du sexe mâle. On peut donc considérer, dans une certaine mesure, que l'apparition de la génération sexuée dans le cycle du Rotifère correspond à des conditions qui ont favorisé l'apparition du sexe mâle. S'il n'y a pas, dans ce cas, changement de sexe, les conditions de l'apparition d'un sexe n'en sont pas moins utiles à préciser.

Les travaux de SHULL (1911 à 1915) de MITCHELL (1913), de WHITNEY (1914 à 1917) ont apporté une série de précisions sur la nature des facteurs externes, nourriture, température etc. . . qui provoquent l'apparition de la génération sexuée. Les recherches de KAHN (1921), de TAUSON (1926) ont fait ressortir l'influence d'un changement brusque du milieu. D'une façon générale de multiples preuves ont été apportées sur l'influence que le milieu peut exercer dans l'apparition de la phase sexuée et l'importance que l'on pouvait être tentée d'attribuer aux facteurs internes dans le rythme du cycle se trouve fort diminuée.

LUNZ (1926 — 1929) fait l'étude critique des diverses publications sur les cycles des Rotifères. Il estime que les recherches sur ce sujet ne peuvent donner de résultats comparables que si elles sont faites sur des lignées pures. L'auteur s'astreint, dans ses travaux, à faire l'étude de la descendance d'un seul individu parthénogénétique. Il montre ainsi que l'alternance des cycles des Rotifères est causée uniquement par les facteurs externes, elle ne dépend pas d'un mécanisme héréditaire entraînant la nécessité d'un cycle. Il est possible, en modifiant les conditions de milieu d'une façon convenable, de faire apparaître la génération sexuée et c'est le changement dans le mode de vie qui est responsable de l'apparition des mâles. Cette apparition peut-être provoquée par le changement de nourriture, par les variations de température, par les modifications de pH du milieu.

Dans une lignée pure de *Brachionus Bakeri* qui, nourrie avec les Algues *Gonium pectorale* et *Eudorina elegans*, s'était maintenue par des reproductions exclusivement parthénogénétiques pendant neuf mois, la nutrition au *Chlamydomonas* provoque l'apparition des mâles et leur proportion peut atteindre 100 %.

Si d'ailleurs la nourriture nouvelle se compose d'un mélange de *Chlamydomonas* et d'*Eudorina*, il faut deux fois plus de temps pour voir apparaître les mâles. Les Algues vertes jouent ici, par leur présence, un rôle en quelque façon comparable à celui qu'elles jouent dans l'inversion sexuelle chez les Hydres. Quelle est la signification physico-chimique de ce rôle ?

Les recherches de WHITNEY (1914—1917) montrent que la nourriture des Rotifères d'eau douce au moyen d'algues vertes (*Chlamydomonas*) donne une forte proportion de mâles. Lorsque cette nourriture est supprimée, les mâles disparaissent. Toutes les espèces ne réagissent d'ailleurs pas de la même façon. SHULL et LADOFF (1916) montrent que l'augmentation du nombre des mâles dans les cultures n'a été obtenue d'une façon nette et constante que par un apport supplémentaire d'oxygène. Ces auteurs estiment que les résultats obtenus par WHITNEY sont dus à l'action de l'oxygène dégagé par l'algue à la lumière. SHULL (1918) a précisé les conditions les plus favorables de teneur en oxygène : il a trouvé que l'eau saturée d'un mélange d'air et oxygène contenant 40 % d'oxygène augmente le rapport du pourcentage des producteurs de mâles dans la proportion de 1,51. Si l'atmosphère contient 60 % d'oxygène, l'augmentation est un peu plus faible, elle est de 1,41. L'abondance d'oxygène, dans certaines limites, favorise donc l'apparition du sexe mâle.

Le fait que la polarisation des cellules de Rotifères dans le sens mâle semble être provoquée par une assez forte teneur en oxygène du milieu et peut-être aussi facilitée par un certain état chimique de cet oxygène (gaz naissant produit par l'activité chlorophyllienne ?) constituent des constatations qui peuvent parfaitement s'accorder avec la valeur de rH intracellulaire qui caractérise le sexe mâle (chap. VIII). Les recherches sur les Hydres et sur les Rotifères devront être poursuivies, mais les résultats acquis jusqu'à ce jour font ressortir nettement l'importance que présentent les conditions dans lesquelles s'effectuent le mécanisme de la respiration pour l'orientation de la polarisation sexuelle. Les notions apportées par la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation cytoplasmique semblent bien, dans ce cas encore, devoir apporter un secours précieux pour l'interprétation des phénomènes.

## 6. L'influence de la teneur en eau

R. HERTWIG (1906), dans une série de recherches sur la sexualité, avait constaté que quand on amène des œufs de Grenouille,

par un séjour prolongé dans l'oviducte, à un état de surmaturité, ces œufs, après fécondation, donnent une très forte proportion de mâles. Alors que la proportion normale dans l'espèce étudiée est de 49 %, l'auteur trouve que, par la surmaturation, le nombre des mâles s'élève à 87 ou 88 %. HERTWIG cherche à expliquer ces faits par les modifications qui pourraient se produire dans le rapport nucléoplasmatique.

KUSCHAKEWITSCH (1910) a repris cette étude sur *Rana esculenta*, il a obtenu, par la surmaturation des œufs, 96 %, 98 %, 99 % et 100 % de mâles. Dans ses expériences, l'auteur fait d'ailleurs ressortir que la durée de la surmaturation élève la proportion du nombre des mâles et il conclut qu'une maturation suffisante de l'œuf conduit avec certitude à la formation de mâles. Les expériences de EIDMANN (1922) sur *Rana temporaria* confirment ces résultats. Alors que les œufs fécondés normalement donnent à peu près le même nombre de mâles et de femelles, les œufs mûrs, provenant des mêmes individus ont donné 26 mâles et 2 femelles. Il y a un accroissement considérable du nombre des individus sexuellement indifférents, mais ces derniers se transforment en mâles au cours de leur développement.

WITSCHI (1924) a repris l'étude histologique complète de cette question, il montré que la surmaturation utérine des œufs entraîne le changement du sexe femelle en sexe mâle et il conclut qu'il y a là un nouveau moyen pour provoquer une inversion sexuelle.

Ainsi, aucun doute n'existe plus sur la réalité du changement de sexe dans les œufs de Grenouille par l'action de la surmaturation. Comme la surmaturation entraîne des conditions d'hydratation plus considérable, il est possible que ce soit cet état de plus forte hydratation qui se trouve être en réalité la cause déterminante de l'inversion sexuelle. Dans cette hypothèse, une dessiccation des œufs devrait amener le résultat opposé, c'est bien ce qui a été effectivement constaté.

KING (1911, 1912) a fait, à ce sujet, des recherches sur plus de 4000 larves de Crapauds de l'espèce *Bufo lentiginosus*. Les expériences comprennent deux séries. Dans la première série, la teneur en eau a été modifiée pour les œufs non fécondés; dans la deuxième série, l'auteur traite les œufs déjà fécondés. Les œufs de la première série ont été traités par des solutions hypertoniques de sel ou de sucre pendant 10 à 20 minutes puis fécondés immé-

diatement, la solution salée est plus active mais plus nocive que la solution sucrée. Dans les divers cas on obtient un fort pourcentage de femelles.

Dans la deuxième série d'expériences, les œufs traités par les solutions hypertoniques ne donnent pas de résultats, mais les œufs qui, par un séjour à l'air, ont subi une perte d'eau continuent leur développement avec un pourcentage de mortalité très faible et donnent une proportion de femelles beaucoup plus élevée que la proportion normale; c'est ainsi que, dans des expériences, l'auteur obtient 100 femelles pour 38 mâles ou 100 femelles pour 29 mâles.

Les résultats obtenus dans les diverses recherches, tant celles qui concernent l'action de surmaturation que celles relatives à la déshydratation des œufs, ne peuvent s'expliquer ni par un phénomène de fécondation sélective ni par une mortalité sélective, étant données les conditions expérimentales réalisées dans ces expériences. On peut donc conclure, avec certitude, que la détermination du sexe a été ici modifiée par les conditions nouvelles imposées à l'œuf.

Quelle est la signification physiologique qu'il convient d'attribuer à ces modifications de l'œuf? D'une part la surmaturation, qui comporte une hydratation plus considérable de l'œuf entraîne la polarisation vers le sexe mâle, d'autre part, la déshydratation favorise la polarisation de l'œuf vers le sexe femelle.

AMAR (1924—1925) a insisté sur le rôle que joue, d'une façon générale, l'hydratation du cytoplasme sur l'intensité des échanges respiratoires; cette intensité se trouve favorisée par une hydratation élevée, elle est l'expression de la vitalité et de la nutrition des cellules. AMAR (1927—1929) établit des rapprochements entre ses conceptions sur le rôle de l'hydratation cellulaire, les résultats de KING (1912) et ceux de JOYET-LAVERGNE (1925 à 1928). Il rappelle les conclusions de diverses statistiques, les pratiques des éleveurs et les faits indiqués par LIENHART (1919) sur la production des mâles par les œufs les plus lourds dans les élevages de Poules. Du rapprochement de ces divers résultats l'auteur déduit que le sexe mâle demande une nutrition plus intense.

Parmi les arguments invoqués par AMAR à l'appui de sa thèse, ceux qu'il tire des résultats de LIENHART sont contestables car des recherches plus précises de ENRIQUES (1928) montrent que s'il existe bien une légère différence entre les œufs des deux



sexes, elle n'est pas dans le sens indiqué par LIENHART; les œufs femelles ont, en réalité, un poids moyen qui dépasse celui des œufs mâles de 68,584, ils sont également un peu plus gros. Les autres arguments donnés par AMAR ne sont pas contestés et ses idées se trouvent en accord avec celles de RIDDLE (chap. X) montrant que le sexe mâle est caractérisé par un métabolisme plus élevé.

Le rôle que joue la teneur en eau des tissus dans l'intensité des phénomènes énergétiques apparaît dans un grand nombre de manifestations de la vie: germinations des spores et des graines, phénomènes de reviviscence, manifestations des oscillations saisonnières des Tardigrades, Rotifères, Amibes, Mousses. Les études de MAYER et PLANTEFOL (1924, 1925), ont d'ailleurs montré l'importance de la teneur en eau des tissus dans l'intensité des oxydations respiratoires. Les rapprochements faits par AMAR sont donc justifiés. Nous devons considérer que, dans certaines limites, réalisées d'ailleurs dans les conditions expérimentales des recherches sur les œufs de Batraciens, l'état d'hydratation plus ou moins élevé de l'œuf entraîne comme conséquence la possibilité d'échanges respiratoires plus ou moins intenses. Il en résulte que l'hydratation de l'œuf, provoquée par la surmaturation, place cette cellule dans des conditions favorables à des échanges énergétiques plus intenses tandis que, au contraire, la déshydratation de l'œuf, réalisée par les expériences de KING, entraîne comme conséquence des échanges gazeux amoindris.

La notion de polarisation sexuelle du cytoplasme va nous permettre de donner, en accord d'ailleurs avec les idées de RIDDLE et de AMAR, l'explication des phénomènes d'inversions sexuelles constatés ci dessus.

Dans les expériences de surmaturation, l'œuf producteur de femelle est placé dans des conditions nouvelles où il réalise un métabolisme plus intense. Il se rapproche donc des conditions d'une cellule polarisée vers le sexe mâle, le changement de sexe constaté au bénéfice du sexe masculin est la conséquence des transformations physico-chimiques qui ont placé le cytoplasme de l'œuf dans des conditions voisines de celles d'un cytoplasme mâle. Dans les expériences de déshydratation, le niveau métabolique de la cellule se trouve abaissé, les conditions de la vie cytoplasmique des œufs destinés à devenir des mâles se sont rapprochées de celles des œufs femelles, une polarisation sexuelle



nouvelle apparaît, conséquence de ce métabolisme amoindri, et l'inversion sexuelle se produit cette fois en faveur du sexe féminin.

### 7. L'action de la température

Les auteurs qui se sont occupés de l'influence de la température sur le déterminisme du sexe sont assez nombreux, mais quand on a soumis les diverses conclusions apportées à un examen critique on voit qu'il reste peu de résultats dont on puisse tenir compte. Les conclusions qu'on a voulu tirer des statistiques donnant la répartition des sexes suivant les climats et les saisons sont illégitimes; les différences constatées sont ou trop faibles pour pouvoir constituer un élément sérieux d'appréciation ou elles sont d'une interprétation trop complexe.

Le melon d'eau est une plante monoïque; d'après KNIGHT, quand il est cultivé en serre chaude il ne donne que des fleurs mâles. MOLLIARD (1898), qui semble accorder peu de crédit à cette constatation, conclut au contraire de ses expériences sur la Mercuriale que la chaleur favorise la production d'individus femelles. Mais les différences constatées,  $\frac{86}{100}$  au lieu de  $\frac{99}{100}$ , sont peu importantes; elles peuvent être dues à une action plus favorable dans la germination des graines femelles. D'ailleurs GILLOT (1924) a insisté sur le caractère capricieux de la germination des graines dans l'espèce *Mercurialis annua* et on ne peut tirer aucune conclusion de ces expériences sur le déterminisme du sexe.

Les travaux de VANDEL (1922 à 1928) sur la spanandrie nous apportent des constatations intéressantes au point de vue de la répartition du sexe mâle suivant les climats. VANDEL (1922) montre que chez les Isopodes du groupe des *Trichoniscus* la proportion des sexes est corrélative du climat. Les mâles de *Trichoniscus provisorius* semblent faire complètement défaut dans le nord de l'Europe, Ecosse, Norvège. Ils paraissent très rares en Angleterre en Suède et au nord de l'Allemagne. Ils sont plus communs dans les provinces du sud de l'Allemagne, sont fréquents dans l'ouest de la France. Enfin, dans les régions méditerranéennes la proportion sexuelle devient normale. VANDEL (1924) montre que cette spanandrie ou disette de mâles se trouve également réalisée chez un Crustacé Branchiopode *Lepidurus apus*. Dans les régions occidentales et méridionales le nombre des mâles est égal et parfois supérieur à celui des femelles alors que dans le nord

et l'est de l'Europe les mâles sont très rares et la reproduction est presque exclusivement parthénogénétique. Il existe d'ailleurs une série d'espèces de *Lepidurus* où la proportion sexuelle varie très régulièrement en fonction de la distribution géographique. Dans le nord de l'Europe, les mâles sont inconnus ou très rares. Dans l'ouest ou le sud de l'Europe, l'égalité des sexes ou même la prédominance des mâles, est la règle.

VANDEL (1928) fait remarquer, avec raison, que les cas particuliers ne sont vraiment intéressants que quand ils constituent des exemples d'un phénomène général et il nous montre que la spanandrie géographique est bien un phénomène général. Elle se retrouve chez les Ostracodes, les mâles de plusieurs espèces de *Cypris* semblent faire défaut dans l'Europe tempérée et sont communs dans les régions méditerranéennes; chez les Myriapodes dans les espèces *Polyxenus lagurus*, *Proteroiulus fuscus*, *Lamytetes fulvicornis*; chez les Insectes Orthoptères dans *Myrmecophila acervorum*, *Cloronopsis gallica*, *Phasma rossica*, *Bacillus Rossii*, *Carausius morosus*, *Saga serrata*, chez quelques Lépidoptères et Diptères. Enfin la spanandrie géographique existe aussi chez les Algues. Dans l'espèce *Cutleria multifida*, à Naples, les deux sexes sont en quantités égales, parfois même il y a prédominance des mâles; dans la Manche, au contraire, les pieds mâles sont très rares. *Chara crinita* est exclusivement représentée par des pieds femelles dans l'Europe septentrionale mais on trouve des pieds mâles dans l'Europe méridionale.

Ainsi, chez certaines espèces, appartenant à des groupes très variés, les mâles diminuent puis disparaissent en fonction de la latitude, l'étendue de la zone spanandrique étant d'ailleurs variable suivant les espèces.

Les constatations que nous venons de résumer sont évidemment insuffisantes pour qu'on puisse y voir une preuve d'inversion sexuelle, mais la spanandrie géographique n'en constitue pas moins un argument pour faire apparaître le rôle du milieu et plus particulièrement de la température dans le développement du sexe.

N'est il pas d'ailleurs très frappant que cette disparition des mâles, corrélative de l'abaissement de la température, se trouve précisément en accord avec les lois de sexualisation cytoplasmique et les données acquises sur les différences sexuelles de métabolisme. On conçoit fort bien que, les autres facteurs restant inchangés, un abaissement de température qui place l'organisme dans des

conditions où le métabolisme se trouve diminué soit plus défavorable à la polarisation dans le sens mâle qu'à la polarisation dans le sens femelle. Est ce là la cause véritable de la disette des mâles dans les régions froides, nous n'en avons pas la preuve directe mais les expériences de WITSCHI, dont nous allons parler, qui réalisent le phénomène inverse, production d'un plus grand nombre de mâles par l'action d'une température élevée, rendent notre interprétation très vraisemblable.

Des expériences de WITSCHI, en 1914, on pouvait déjà conclure que dans l'espèce de Grenouille *Rana temporaria* il était possible, par l'action d'une température plus élevée, sur des stades larvaires jeunes, de modifier la polarisation sexuelle dans le sens prévu par les lois de sexualisation et par les caractères sexuels différentiels du métabolisme. Les nouvelles recherches de WITSCHI (1929a, b) nous apportent non seulement la confirmation de ces faits mais, mieux encore, elles montrent la réalisation d'un véritable renversement du sexe.

L'espèce étudiée a été *Rana sylvatica*. L'auteur a tout d'abord précisé (1929a) les conditions du développement et de la différenciation sexuelle des gonades. La formation de la gonade différenciée et sa transformation en ovaire ou testicule au cours de la quatrième semaine présentent des caractères semblables à ceux de l'espèce *Rana temporaria*. Les deux espèces étudiées sont des types à gonochorisme nettement défini.

WITSCHI (1929b) prend des larves âgées de 5 semaines, leur sexe est déjà nettement différencié, il soumet un lot de treize femelles et quinze mâles à la température de  $32^{\circ} \pm 2$ , c'est la température maxima que le têtard peut supporter pendant une assez longue durée de temps. L'auteur obtient alors la transformation graduelle de toutes les femelles en mâles. L'action de la température se manifeste d'une façon assez rapide puisque dès la deuxième semaine de l'expérience on ne trouve plus aucune femelle typique. Dans l'ensemble de ses expériences WITSCHI a obtenu 53 transformations de femelles en mâles, 62 mâles ayant conservé leur sexe. Le lot témoin non soumis à l'action de la température a donné 100 femelles et 96 mâles. Les résultats sont donc plus nets que ceux obtenus en 1914: Une des raisons de cette réussite est certainement l'utilisation d'un facteur de transformation plus puissant puisque la température est ici de  $32^{\circ}$  au lieu de  $27^{\circ}$  qui fut la température maxima des expériences anté-

rieures. Les conditions de cette remarquable inversion sexuelle doivent être précisées.

L'action d'une température élevée n'a pas beaucoup modifié le développement des gonades mâles, toutefois, l'auteur fait la remarque suivante: «The fat bodies become extremely small . . .» (p. 269). Cette constatation nous montre que les conditions nouvelles du métabolisme se trouvent être plus défavorables que les conditions normales à la genèse des graisses, tout au moins dans la région du corps où se développent les éléments génitaux. La deuxième loi de sexualisation cytoplasmique nous permet de dire que, dans ces conditions nouvelles de milieu, la polarisation des cellules vers le sexe femelle se trouvera plus particulièrement désavantagée et nous pouvons déjà prévoir que s'il se produit une inversion sexuelle, ce renversement aura lieu au bénéfice du mâle.

Au cours du traitement, les réactions sur les ovaires sont effectivement beaucoup plus complexes et beaucoup plus importantes que l'action sur les testicules. Au début de l'expérience les ovaires contenaient un grand nombre d'ovocytes au stade synapsis et des ovogonies indifférenciées. Après quinze jours de traitement, tous les ovocytes sont en pleine désorganisation. Deux semaines plus tard, ils ont complètement disparu; les parties profondes de l'épithélium germinal contiennent des auxocytes. La production des ovocytes est donc arrêtée peu après l'action de la température. La poche ovarienne n'est bientôt plus entourée que d'un épithélium très mince, réduit à quelques rares gonies.

Les cordons sexuels du *rete* prennent un développement exagéré qui est déjà visible après quinze jours de traitement. Chez les animaux âgés de 63 jours, avec ovocytes totalement détruits, cette croissance exhubérante envahit non seulement la cavité des sacs ovariens mais aussi réalise périphériquement le remplacement de l'épithélium germinal. La lumière du sac ovarien se réduit à un tube efférent fin, les tubes séminifères se différencient. Enfin, les ovogonies primaires émigrent vers les tubes séminifères et leur inversion en spermatogonies primaires se réalisant, on a obtenu un testicule typique qui est simplement un peu plus pauvre en spermatogonies qu'une glande normale «It is evident that this gonad really must be considered as a testis» (p. 273).

WITSCHI insiste sur le fait que la chaleur cause la dégénérescence des ovogonies secondaires seulement, les ovogonies pri-



maires étant épargnées. Toutes les cellules qui étaient différenciées en femelles sont détruites et seules les gonies indifférenciées demeurent pour devenir des cellules mâles. Nous traduirons ces constatations en disant que les cellules par trop différenciées pour pouvoir subir une polarisation nouvelle meurent, tandis que les autres se polarisent vers l'autre sexe. L'intérêt considérable que présente cette réalisation expérimentale d'inversion sexuelle est tout à fait évident et la découverte de WITSCHI est d'autant plus remarquable que les diverses étapes des phénomènes ont été soigneusement établies; toutefois les interprétations données doivent être discutées.

Pour interpréter les phénomènes qu'il a constatés, l'auteur fait appel aux explications ordinairement utilisées dans ces cas. Il imagine l'existence d'une substance morphogénétique femelle et dit que cette substance se trouve détruite par la chaleur ou encore que son élaboration est suspendue. Dans l'un ou l'autre cas, il y a rupture du processus chimique normal. Toutefois WITSCHI constate que les cellules germinales folliculaires (*granulosa*), qui ordinairement produisent les substances morphogénétiques, restent ici sans changement morphologique ce qui n'est guère favorable à l'interprétation donnée. Il y a aussi un fait assez inattendu, c'est que, dans la deuxième période de l'expérience, après la destruction par la chaleur du différenciateur femelle, la médullaire peut croître immédiatement, ce qui semble prouver que le différenciateur mâle est devenu plus actif. Il y a là, toutefois, un exemple d'hypertrophie compensatrice au sens de LILLIE (1927).

Ainsi, WITSCHI constate que les résultats obtenus chez les Oiseaux et chez les Batraciens peuvent s'interpréter de façons analogues; toutefois, il préfère, dit-il, utiliser la terminologie de «substances morphogénétiques» ou de «différenciateurs» plutôt que la terminologie d'hormone employée par LILLIE. Cette modification dans la terminologie utilisée nous apparaît comme un progrès. Les termes vagues préconisés par WITSCHI sont plus près de la vérité que le terme hormone, puisqu'aucune démonstration de la réalité du jeu d'une hormone n'a encore été apportée; d'autre part ces termes ne limitent pas d'une façon abusive le cadre des recherches futures.

Il est cependant possible de donner de l'inversion sexuelle, qui a été provoquée par l'action de la température, une explication



beaucoup plus rationnelle et cette explication nous paraît devoir être plus fructueuse.

Nous avons déjà noté que l'action de la température chez les larves entraînait des modifications qui étaient le signe, d'après la 2<sup>ème</sup> loi de sexualisation cytoplasmique, que les conditions de polarisation des cellules, orientées vers le sens femelle, allaient se trouver nettement défavorisées par l'action d'une température élevée. La description des modifications éprouvées par les têtards femelles nous a montré les manifestations graduelles de cette impossibilité d'une polarisation dans le sens femelle, alors que la polarisation des cellules germinales, non encore par trop spécialisées, s'effectuait vers le sens mâle.

Cette polarisation nouvelle, conséquence de l'action de la température, la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation cytoplasmique et les données relatives aux différences de métabolisme qui en sont l'expression nous permettaient de la prévoir. L'élévation de température favorise l'augmentation des échanges respiratoires cellulaires, le métabolisme de l'organisme en expérience se trouve porté à un niveau plus élevé que celui de l'organisme femelle normal, nous nous sommes éloignés des conditions de polarisation vers le sens femelle pour nous rapprocher de celles qui sont réalisées dans un organisme mâle, ainsi les cellules germinales dont l'état de différenciation vers le sens femelle se trouve par trop avancé ne pourront continuer à vivre dans ces conditions nouvelles, mais les cellules qui sont encore au stade d'ovogonies primaires prendront une polarisation vers le sens mâle et deviendront des spermatogonies.

### 8. L'action de divers facteurs

Diverses modifications donnant un changement dans la proportion normale des sexes peuvent être rattachées aux phénomènes d'inversions sexuelles.

PIGHINI (1925, 1927) a pu obtenir, par l'injection sous cutanée d'extraits de thyroïde, divers effets physiologiques. Il a constaté que les poules ainsi traitées pondent des œufs dont la forme est modifiée; ces œufs donnent surtout des mâles. L'action de 8 à 10 injections par jour donne une proportion de mâles qui est trois fois plus grande que la proportion normale. La thyroïdisation provoque en outre une diminution dans la teneur en lipoides de la glande sexuelle. Cette dernière constatation se trouve être en

accord avec la 2<sup>ème</sup> loi de sexualisation cytoplasmique parceque les conditions nouvelles d'appauvrissement en lipoides favorisent la polarisation vers le sens mâle.

L'hyperthyroïdisation des femelles de divers animaux, étant effectuée dans des limites convenables, provoque une accélération du rythme des mitoses dans l'ovaire. Le cycle de maturation physiologique de l'œuf se trouve être également accéléré. Les modifications histochimiques de l'œuf qui en sont la conséquence ont comme résultat la production d'un plus grand nombre de mâles. Ne peut on pas imaginer que la polarisation sexuelle nouvelle à laquelle il faut rattacher le nombre anormal des descendants du sexe masculin est une conséquence de l'élévation du taux du métabolisme que provoque l'hyperthyroïdie, cette augmentation du métabolisme se trouve être plus favorable à une polarisation vers le sens mâle.

DULZETTO (1928) a étudié l'action de l'extrait thyroïdien sur le rapport numérique des sexes chez le Rat blanc. Les résultats de ses expériences sont assez difficiles à interpréter, l'auteur estime qu'ils ne sont pas en désaccord avec ceux de PIGHINI.

GREENWOOD et CHAUDHURI (1928) ont étudié l'action de la thyroxine sur la différenciation sexuelle de la volaille. Les auteurs font des injections de thyroxine dans la chambre à air de l'œuf et étudient les modifications qui pourraient surgir dans l'évolution du sexe. La différenciation sexuelle ne semble pas avoir été modifiée, quel que soit le sexe considéré.

CHAUDHURI (1928) fait des injections sous cutanées d'alcool éthylique à 20 % à des Souris mâles. Il constate que, dans la descendance de ces animaux, le nombre des mâles donne des pourcentages plus faibles que ceux des portées normales.

L'interprétation des divers résultats que nous venons de résumer est parfois difficile à préciser. Il en est de même pour les résultats obtenus par PARKES (1925) dans ses recherches sur l'action des rayons X.

PARKES soumet les mâles de Souris à l'action d'une dose de rayons X insuffisante pour obtenir la stérilité. Il accouple ces mâles avec des femelles normales et étudie la descendance; il constate alors que la proportion des sexes se trouve normale si on examine la descendance totale mais si on classe les résultats obtenus dans l'ordre chronologique, on constate des variations intéressantes. Les conceptions qui ont lieu pendant les 4 jours

qui suivent l'irradiation donnent un grand excès de mâles (sur onze portées, deux seulement ont donné un excédent de femelles). Les conceptions qui se produisent dans la période qui s'étend de 5 à 18 jours après l'irradiation donnent, au contraire, un excès de femelles; celles qui correspondent à l'intervalle compris entre le 22<sup>e</sup> jour et le 56<sup>e</sup> jour donnent des proportions normales. Nous touchons là évidemment à un problème assez complexe et nos connaissances sur cette question ne sont pas encore assez avancées pour que nous puissions interpréter la signification des résultats obtenus.

S'il n'est pas toujours possible de préciser l'action sur l'organisme des injections d'hormones ou des irradiations par rayons X, il n'en est pas moins intéressant de noter que ces facteurs physio-chimiques peuvent modifier les proportions normales des sexes et, ainsi, intervenir probablement, de quelque façon, dans les phénomènes de polarisation sexuelle.

### 9. Conclusions

Les études que nous venons de faire nous ont montré que le changement de sexe était un phénomène réalisable dans les groupes les plus divers et les plus éloignés les uns des autres: Végétaux, Invertébrés, Vertébrés. Cette possibilité de l'inversion sexuelle ne présente donc pas un caractère exceptionnel et strictement limité, nous devons l'envisager comme un des caractères assez généraux de la sexualité. Il apparaît bien que si le nombre des exemples d'inversions sexuelles est relativement assez restreint, c'est parceque nous n'avons pas encore trouvé toutes les conditions nécessaires pour réaliser le changement de sexe, mais la capacité potentielle de l'inversion sexuelle est, très probablement, une qualité assez répandue.

Toutefois, nous devons édifier notre conception de la sexualité non point sur des prévisions mais bien sur des faits acquis, or le nombre des inversions sexuelles réalisées est aujourd'hui suffisant pour que l'existence de ce phénomène doive incontestablement entrer en ligne dans une étude sur les caractères généraux de la sexualité. Le changement de sexe peut-être réalisé dans des organismes variés et, cela, aux stades les plus divers du développement, depuis le stade de l'œuf, avant ou après la fécondation, jusqu'au stade adulte. Une conséquence importante se dégage de cette constatation. Il n'est pas possible de se contenter des

explications chromosomiques pour comprendre l'ensemble des phénomènes de la sexualité.

Il est intéressant au point de vue génétique de distinguer les caractères génotypiques et phénotypiques et de considérer qu'à ce point de vue l'inversion sexuelle peut parfois représenter un caractère phénotypique, mais il n'en est pas moins vrai que les organismes ayant changé de sexe ont acquis tous les caractères du sexe nouveau et qu'ainsi le jeu chromosomal ne peut pas jouer, au point de vue de la physiologie générale de la sexualité, le rôle prépondérant et l'importance considérable que certains auteurs lui attribuent.

Puisque l'explication chromosomique se trouve être aussi gravement insuffisante à l'égard d'un phénomène général c'est qu'elle ne peut nous donner qu'une vue incomplète, qu'un des aspects du problème de la sexualité. Avons nous trouvé dans l'étude physico-chimique de l'inversion sexuelle un ensemble de faits suffisamment précis pour en dégager des conclusions générales qui nous permettent de voir un autre aspect du problème de la sexualité ?

Les facteurs qui peuvent provoquer l'inversion sexuelle présentent, au premier examen, une grande diversité : modification générale du milieu, abondance ou pénurie d'alimentation, action des mutilations ou des traumatismes, facteurs pathologiques, teneur du milieu en oxygène, conditions d'hydratation, action de la température etc. . . . Cependant, lorsque l'étude d'un cas d'inversion sexuelle est faite avec une ampleur suffisante au point de vue des conditions physico-chimiques qui sont corrélatives du phénomène, il apparaît que l'action générale du milieu qui a entraîné le renversement du sexe peut-être ramenée à des conditions assez précises. Pour les Végétaux, les conditions du changement d'intensité lumineuse qui provoquent l'inversion sexuelle semblent bien pouvoir se ramener à des variations dans la valeur de la tension osmotique des tissus. L'inversion sexuelle rythmique des huîtres, en rapport avec les saisons, serait probablement une conséquence des variations du métabolisme des hydrates de carbone et des protéines. L'inversion sexuelle de la Bonellie est provoquée par les variations de pH du milieu et, par voie de conséquence, par les modifications de la respiration intracellulaire qui en résultent.

Si des conditions d'alimentation abondante sont, en général, plus favorables au développement du sexe féminin, alors que la pénurie d'aliments est favorable au sexe masculin, nous avons vu qu'en réalité ce fait est dû à ce que les conditions de polarisation vers le type femelle demandent, d'après la deuxième loi de sexualisation, une genèse de graisses et lipoides plus abondante. Mais lorsque cette genèse se trouve être réalisée, même par des conditions d'alimentation défavorables, l'inversion sexuelle prévue par la sexualisation cytoplasmique se réalise. C'est ainsi qu'un mâle peut se transformer en femelle, même sous l'action d'une alimentation insuffisante.

Les conditions pathologiques causées par la tuberculose n'entraînent, chez les Oiseaux, la transformation d'une femelle en un mâle que parceque l'état de l'organisme tuberculeux réalise, aux points de vues de sa respiration tissulaire, du pouvoir réducteur de ses cellules, des caractères chimiques de son sang, des conditions générales de métabolisme qui le rapprochent du métabolisme d'un organisme mâle. Ainsi, lorsque les conditions d'action de la maladie peuvent entraîner toutes leurs conséquences, au point de vue sexuel, elles réalisent le changement de sexe parce qu'elles ont crée, d'après les données de la sexualisation cytoplasmique, les conditions d'une polarisation sexuelle nouvelle vers le sens mâle.

S'il est possible d'obtenir le changement de sexe des œufs de Batraciens, soit au bénéfice des mâles par surmaturation, soit au bénéfice des femelles par déshydratation, c'est parceque les conditions imposées réalisent, dans le premier cas, une élévation du niveau du métabolisme qui entraîne une sexualisation nouvelle du cytoplasme femelle, le rapprochant d'un cytoplasme mâle, d'où polarisation vers le sexe mâle; tandisque, dans le deuxième cas, le niveau métabolique se trouvant au contraire diminué, la polarisation cytoplasmique nouvelle transforme les œufs mâles en œufs femelles.

L'élévation de température entraîne, au point de vue du métabolisme, des conséquences semblables à celles d'une surmaturation. Les organismes femelles se trouvent dans des conditions de métabolisme qui les rapprochent de celles réalisées dans l'organisme mâle et les cellules germinales se polarisent vers le sexe mâle; les femelles de Grenouilles deviennent des mâles. Nous avons vu d'ailleurs que ces conditions nouvelles, provoquées par



l'élévation de température, rapprochent l'organisme femelle des conditions physiologiques du mâle, non seulement par le niveau du métabolisme (1<sup>ère</sup> loi de sexualisation), mais aussi par les conditions nouvelles de la genèse des graisses (2<sup>ème</sup> loi de sexualisation).

Il est intéressant de constater que lorsque les conditions d'une nouvelle polarisation sexuelle s'établissent graduellement dans un organisme, comme nous l'avons remarqué en particulier au sujet des Oiseaux, les manifestations de l'inversion sexuelle apparaissent, elles aussi, graduellement. Elles sont d'abord visibles sur les caractères somatiques avant de paraître sur le germe. Il peut donc se manifester une véritable sexualisation somatique qui est l'expression d'un changement dans le métabolisme général de l'individu. Les caractères morphologiques sexuels nouveaux qui apparaissent alors traduisent, pour nous, la modification profonde du métabolisme qui, dans les conditions nouvelles réalisées, a rapproché l'organisme considéré de l'état physiologique d'un organisme du sexe opposé.

Les résultats de notre étude confirment donc pleinement les conclusions déjà dégagées de l'étude de l'intersexualité, tant sur la notion de sexualisation somatique que sur la généralisation et la portée des lois de sexualisation cytoplasmique. Ils nous permettent de voir, qu'à la lumière des conceptions de la polarisation sexuelle, il est possible de donner l'interprétation rationnelle d'un ensemble de faits qu'aucun lien apparent ne semblait tout d'abord rattacher les uns aux autres.

## CHAPITRE XIII

# LA CONCEPTION PHYSICO-CHIMIQUE DE LA SEXUALITÉ

Des divers examens que nous venons de faire sur les problèmes de la sexualité envisagés au point de vue physico-chimique, nous avons pu dégager un certain nombre de conclusions qui reposent sur des faits bien établis. Parmi ces conclusions, certaines présentent un caractère assez général pour nous permettre de formuler la conception physico-chimique de la sexualité.

Les découvertes relatives aux hormones sexuelles ont parfois entraîné les auteurs à des généralisations hâtives. Les divers caractères de la sexualité exprimés par le soma sont souvent considérés, d'une façon globale, comme de simples manifestations de l'activité des hormones, activité qui se trouverait sous la dépendance directe du développement des éléments génitaux.

En réalité, les différences chimiques et physiologiques qui existent entre les deux sexes d'une même espèce ne sont pas seulement le reflet, sur les éléments somatiques, de l'activité génitale de l'organisme. Elles ne peuvent pas toujours être envisagées comme la conséquence de cette constatation que l'organisme mâle est générateur de spermatozoïdes alors que l'organisme femelle est générateur d'ovules. Certaines différences sexuelles ont leur originalité propre et sont indépendantes du germen.

La corrélation entre le soma et le germen n'est d'ailleurs pas aussi intime que la conception hormonale semblerait parfois le faire croire. Il suffit de placer les organismes dans les conditions anormales de métabolisme que réalisent l'une ou l'autre des trois avitaminoses: A, B ou E, pour constater une discordance très nette entre le comportement des éléments génitaux et celui des cellules du soma. On sait, d'autre part, que les spermatozoïdes et les

ovules sont parfaitement capables de sauvegarder pleinement leur constitution propre malgré les perturbations considérables que l'on peut imprimer aux éléments somatiques.

Il existe donc, même chez des organismes comme les Mammifères, les Oiseaux, les Batraciens, au sujet desquels l'existence des hormones génitales a été démontrée, une certaine indépendance relative entre le soma et le germen. Les auteurs qui conçoivent l'explication des phénomènes sexuels par le mécanisme des hormones ont d'ailleurs reconnu l'existence, chez les Vertébrés supérieurs, de caractères qui sont indépendants de l'activité génitale; ils les désignent parfois par la dénomination de caractères pseudosexuels.

Enfin, dans des groupes comme les Insectes, les Crustacés, les Vers, il est démontré que les cellules somatiques possèdent des caractères de sexualité qui leur sont propres, caractères qui sont indépendants des cellules germinales.

Pour tous les organismes, Vertébrés, Invertébrés, Végétaux, nous exprimons les qualités particulières du soma qui traduisent son état sexuel par la notion de sexualisation somatique.

Nous avons vu (chap. VIII), qu'au point de vue des caractères de la sexualité, les Sporozoaires constituent un type moyen et qu'ainsi, les conclusions dégagées de leur étude ont des chances nombreuses de présenter un caractère général. Or, de l'étude des Sporozoaires se dégage l'impression que lorsque la sexualité apparaît dans un organisme elle en imprègne, en quelque sorte, tous les éléments (JOYET-LAVERGNE, 1925g). L'existence de la sexualisation somatique chez des organismes aussi divers que les Vertébrés, les Insectes, les Crustacés, les Vers, nous conduit à penser que la constatation faite chez les Sporozoaires a une portée très générale et qu'ainsi il est rationnel d'admettre que, dans un organisme, la présence de la sexualité doit se traduire dans tous les éléments constitutants, chaque tissu exprimant, à sa manière, les qualités sexuelles de l'organisme dont il fait partie.

C'est effectivement à une semblable conclusion qu'un examen plus complet de la question nous conduira et l'étude des diverses manifestations de la sexualisation somatique, est un des problèmes importants que peuvent se proposer les recherches futures.

La sexualisation somatique se trouve justiciable des notions de polarisation et des lois de sexualisation cytoplasmique

L'action d'une élévation de température peut provoquer, chez la femelle de *Lacerta muralis*, la transformation de son type de coloration en un type mâle. Au contraire, un abaissement de température sur les pupes mâles de *Stilpnolia salicis* provoque l'apparition de caractères femelles sur les antennes et les organes copulateurs. Les variations de température entraînent des modifications dans le métabolisme. D'après la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation cytoplasmique, nous savons que l'élévation de température rapproche l'organisme femelle des conditions de métabolisme d'un organisme mâle, les cellules du soma traduisent ces conditions nouvelles en se polarisant vers le sens mâle; dans le cas de *Stilpnolia*, au contraire, l'abaissement de température a rapproché l'organisme mâle des conditions de métabolisme d'un organisme femelle et le soma s'est alors polarisé vers le sens femelle.

La poule ou la pigeonne peuvent acquérir, graduellement, les caractères somatiques sexuels d'un mâle par l'effet de la tuberculose. Or, nous savons que l'organisme femelle tuberculeux réalise, tant par son métabolisme basal que par le pouvoir réducteur de ses tissus et les qualités chimiques de son sang, des conditions de milieu intérieur qui, d'après la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation cytoplasmique, le rapprochent d'un type mâle: nous pouvons donc considérer que, là encore, l'acquisition de caractères sexuels somatiques nouveaux est une simple conséquence de la polarisation sexuelle nouvelle prévue par la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation.

La teneur en graisses du sang des crabes mâles parasités par la sacculine se rapproche de la teneur normale d'un sang femelle, or, les crabes ainsi parasités acquièrent des caractères sexuels secondaires femelles.

L'effet du parasitisme provoque chez le mâle de *Thelia bimaculata* la genèse d'une quantité supplémentaire de graisse, en même temps qu'apparaissent, chez lui, les caractères du soma du sexe féminin.

Chez *Triton alpestris*, nous voyons l'organisme mâle prendre les caractères sexuels secondaires d'une femelle, corrélativement à l'apparition d'une bande adipeuse supplémentaire.

Dans les trois cas que nous venons d'examiner la modification du métabolisme des graisses s'effectue d'une façon telle, d'après la 2<sup>ème</sup> loi de sexualisation cytoplasmique, que l'organisme mâle réalise des conditions de métabolisme qui le rapprochent d'un type femelle de son espèce. Les caractères somatiques fe-

nelles qui apparaissent alors peuvent être considérés comme l'expression de la polarisation sexuelle nouvelle prévue par la 2<sup>ème</sup> loi.

*D'une façon générale, lorsque les éléments du soma manifestent, dans leurs qualités, des caractères qui peuvent se rattacher au sexe, la polarisation de ces éléments vers un type sexuel déterminé s'effectue dans le sens prévu par les lois de sexualisation cytoplasmique.* Ainsi, la sexualisation somatique, aussi bien que celle du germe, se trouve justiciable de ces lois.

Les caractères sexuels morphologiques nouveaux qui peuvent apparaître, au cours des phénomènes d'intersexualités ou de changements de sexe constituent, pour nous, la réponse des éléments du soma aux conditions physico-chimiques nouvelles apparues dans l'organisme. Lorsque cette réponse affecte les éléments génitaux, le changement de sexe se trouve réalisé.

L'apparition graduelle des différents caractères somatiques puis des caractères génitaux, au cours des phénomènes d'intersexualités ou de changements de sexe, nous montre que le changement d'état physico-chimique de l'organisme et la nouvelle sexualisation générale ne sont pas deux phénomènes rigoureusement contemporains: l'un est, en réalité, la conséquence de l'autre.

Nous avons décrits (chap. VIII) l'ensemble des raisons pour lesquelles les qualités physico-chimiques de la sexualisation cytoplasmique constituent des caractères fondamentaux et primitifs de la sexualité. Une preuve supplémentaire de ce fait a été apportée par les travaux de PERKINS, M. (1927) sur les crabes.

Cet auteur a montré que le sang des crabes mâles parasités donne avec les divers tests chimiques du sexe (MANOÏLOFF, JOYET-LAVERGNE, FALK et LORBERBLATT) des réactions qui, d'après la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation cytoplasmique, dénotent les qualités d'un sang femelle. Or, cette qualité chimique du sang existe, chez le crabe parasité, avant qu'aucun changement morphologique n'ait apparu. Lorsque les transformations morphologiques se manifestent, donnant à l'organisme mâle les caractères sexuels secondaires d'une femelle, nous pouvons les considérer comme la réponse que nous apportent les éléments somatiques aux conditions physico-chimiques nouvelles que le parasitisme a créés.

Les caractères sexuels somatiques ne sont pas les seuls caractères de sexualité placés sous la dépendance des conditions physico-chimiques internes, la polarisation des éléments génitaux est,



elle même, sous cette dépendance et ce fait apparaît non seulement dans le cas des Crabes mais aussi dans les nombreux exemples d'intersexualités et de changements de sexe que nous avons étudiés (chap. XI et XII).

Les diverses manifestations de la sexualité, aussi bien celles du soma que celles du germen, se trouvent sous la dépendance directe des qualités physico-chimiques de l'organisme. C'est d'ailleurs une conclusion analogue que nous apportera encore la suite de notre étude.

Nous voyons combien cette conception se trouve différente de celle développée par CORRENS (1928) dans son ouvrage, très remarquable, sur la sexualité des Végétaux supérieurs. Le savant botaniste range dans la catégorie des caractères sexuels secondaires les qualités biochimiques sexuelles révélées par les réactions de MANOÏLOFF, de BERNATZKI et par la série des tests de JOYET-LAVERGNE. Nous venons de constater que ces qualités ne sont pas du tout du même ordre. Les caractères physico-chimiques qui expriment la sexualisation sont des qualités primitives et dominantes, les caractères sexuels secondaires constituent seulement la réponse de l'organisme, dans le plan morphologique, à la sexualisation de ses tissus.

La sexualité nous apparaît donc comme un état physiologique, conséquence de conditions physico-chimiques particulières. Mais n'est ce pas, précisément, une conclusion analogue qui s'est dégagée de chacun des chapitres de cet ouvrage. Or, il suffit de parcourir la liste de ces chapitres pour constater que le problème de la sexualité y a été envisagé sous ses aspects les plus divers.

Lorsque l'examen des divers aspects d'un problème aussi complexe que celui de la sexualité apporte, quelque soit l'aspect envisagé, des conclusions semblables, on peut considérer que ces conclusions expriment véritablement les résultats définitifs les plus généraux que l'on puisse formuler sur la question.

Toutefois, quand une conception présente, comme cela est le cas, un caractère de très grande généralité, elle risque parfois de n'apporter que des précisions insuffisantes. En disant que les phénomènes de la sexualité, tant en ce qui concerne leur apparition dans l'organisme que dans les diverses modalités qu'ils peuvent affecter, se trouvent sous la dépendance des qualités physico-chimiques, nous pouvons exprimer une vérité qui, tout en ayant une portée très générale, ne nous renseigne qu'insuffisamment sur la

signification des phénomènes. Il convient donc d'essayer de pénétrer d'un façon plus approfondie dans l'intimité de ces phénomènes.

L'étude des conditions d'apparition ou de disparition des phénomènes de sexualité nous a montré la corrélation intime qui existe entre le métabolisme général de l'organisme et les manifestations sexuelles. Nous avons vu qu'il était possible, pour les groupes qui se prêtent particulièrement bien à une étude approfondie, de retarder, indéfiniment l'apparition de la sexualité ou, au contraire, de provoquer, à volonté, son arrivée, grâce à l'introduction, dans le milieu, de facteurs physico-chimiques convenables. Toutefois, aucune précision sur le mécanisme intime de l'action de ces facteurs dans la genèse ou la disparition des phénomènes sexuels n'a pu être établie.

Il est possible de pénétrer plus profondément dans l'intimité des rapports qui existent entre le métabolisme et les phénomènes sexuels par l'étude des différences physico-chimiques et physiologiques qui séparent les sexes d'une même espèce.

Ces différences sont très variées; elles peuvent porter sur la grandeur relative des organes, foie, rate . . . , sur leur composition chimique, teneur en fer du foie, teneur en iode de la thyroïde, teneur des muscles et du foie en glycogène, teneur en arginase de divers organes, différences dans la composition de l'urine . . . . etc. Il existe, enfin, chez les Vertébrés supérieurs une différence dans les hormones sexuelles à laquelle on a voulu attribuer une place tout à fait prépondérante et par laquelle on a cherché à expliquer toutes les autres différences. Nous avons montré la vanité d'une semblable tentative de généralisation.

L'étude des chapitres IV, V et VI nous a donné de nombreux exemples de ces différences entre les sexes et cela dans les groupes les plus variés, des Champignons aux Vertébrés. En outre, nous avons pu noter qu'il existait des différences physico-chimiques et physiologiques potentielles que les conditions expérimentales étaient seules susceptibles de nous révéler lorsque nous plaçons les organismes mâle et femelle de la même espèce dans des conditions anormales de nutrition. Ainsi, les différences en question présentent non seulement un caractère très général mais elles ont certainement une signification importante.

Si, parmi les différences sexuelles physiologiques qui peuvent apparaître dans les fonctions les plus variées, la plupart ont pu,

cependant, pour les types les plus divers, se rattacher aux phénomènes de croissance ou de nutrition, c'est parceque la plupart des différences sexuelles physiologiques et physico-chimiques expriment, en réalité, des différences dans les conditions de la vie cellulaire. Ces conditions ne sont pas les mêmes suivant le sexe considéré. C'est là un phénomène très général qui se retrouve chez les Champignons, divers Végétaux, les Sporozoaires, les Invertébrés, les Vertébrés.

Si ce phénomène est facile à mettre en évidence chez les organismes inférieurs, il est parfois plus difficile à reconnaître chez les types plus perfectionnés, mais, là encore, son existence ne fait aucun doute.

Les nombreuses différences sexuelles que nous avons notées dans le sang quant au nombre des globules rouges, à la teneur en hémoglobine, au poids spécifique, à la teneur en calcium, à la teneur en protides, en lipoïdes et graisses, au pouvoir d'oxydo-réduction . . . , les différences chimiques très nettes qui existent dans l'hémolymph des Insectes, nous montrent que les tissus homologues du mâle et de la femelle d'une même espèce ne se trouvent pas dans des conditions indentiques de nutrition.

En ce qui concerne les Végétaux supérieurs, il en est de même, puisque, là aussi, on a pu mettre en évidence des différences entre la sève du mâle et la sève de la femelle d'une même espèce, que, d'ailleurs, les tissus de la feuille, ces laboratoires de synthèse si importants dans la nutrition du Végétal, ne travaillent pas exactement dans les mêmes conditions, suivant le sexe considéré: leur acidité totale, leur teneur en carotène, leur teneur en oxydases, leur pouvoir de réduction, se trouvent être différents suivant que l'on examine l'un ou l'autre sexe.

Ainsi, la nutrition cellulaire se trouve être différente suivant le sexe considéré; l'utilisation des matériaux nutritifs ne sera pas la même et le métabolisme sera différent.

Une question se pose alors sur la signification véritable de cette différence de métabolisme. Il y a une corrélation intime entre le métabolisme et la sexualité, mais de ces deux phénomènes contemporains quel est celui qui domine l'autre. Si nous nous reportons aux résultats obtenus dans l'étude de la naissance de la sexualité, nous voyons très nettement que les phénomènes sexuels se trouvent sous la dépendance directe du milieu et par suite, en définitive, sous la dépendance du métabolisme.

En ce qui concerne les différences de métabolisme qui sont corrélatives des différences de sexe, nous avons pu constater la même dépendance.

Si nous modifions le métabolisme général d'une plante soit par le séjour dans une serre, soit par des modifications dans la nutrition ou dans la luminosité, nous pouvons obtenir, comme conséquences, des transformations sexuelles profondes et même de véritables changements de sexes. Chez les animaux, nous avons vu que, dans les groupes les plus variés, les modifications aussi diverses que le changement d'alimentation, la greffe, la castration, les tumeurs, les conditions pathologiques, les traumatismes, l'action des parasites, la température, les qualités du milieu, la teneur en oxygène, le pH . . . etc. . . , qui entraînent des perturbations dans le métabolisme général de l'organisme, peuvent avoir comme conséquences les modifications sexuelles les plus variées depuis les diverses gammes de l'intersexualité jusqu'au changement total du sexe.

Nous arrivons donc à cette conclusion que les résultats obtenus sur quelques groupes favorables dans l'étude de la naissance de la sexualité peuvent être obtenus dans les types les plus variés du règne végétal et du règne animal, et les exemples dans lesquels les manifestations de la sexualité apparaissent sous la dépendance directe du métabolisme de l'individu sont aujourd'hui assez nombreux et assez variés pour qu'on puisse conclure, avec certitude, que la sexualité est l'expression d'un certain état physiologique et qu'elle bien sous la dépendance directe du métabolisme.

Quelle est maintenant la qualité métabolique caractéristique de chaque sexe ? Nous pouvons avoir l'évaluation du métabolisme général par l'application des méthodes classiques : mesures d'énergie, mesures des échanges gazeux . . . etc. Les mesures faites dans des types animaux très divers : Mammifères, Oiseaux, Poissons, Insectes, Crustacés, Coelentérés, démontrent qu'il existe dans une espèce animale déterminée une différence de métabolisme en faveur du sexe masculin. Cette différence de métabolisme précède l'apparition des hormones sexuelles. Elle est un caractère primitif de la sexualité, cependant, la démonstration de son existence est encore limitée au règne animal. Or, nous avons vu que l'existence de différences sexuelles dans le métabolisme apparaît aussi chez les végétaux. Le caractère d'un métabolisme plus élevé dans le sexe masculin, chez les animaux, quel qu'intéressant qu'il soit,

n'exprime donc qu'une partie de la vérité. Il n'embrasse pas toute la généralité des rapports entre le métabolisme et le sexe.

Nous avons indiqué plus haut, que la nutrition cellulaire se trouve différente suivant le sexe considéré. C'est une qualité cellulaire qui se trouve à la base de la différence de métabolisme existant entre les sexes. C'est parceque le mécanisme de nutrition des cellules n'affecte pas exactement les mêmes modalités dans l'un et l'autre sexe que le métabolisme total diffère suivant le sexe.

Nous avons des précisions sur les modalités de cette vie intracellulaire et, dans les organismes les plus divers, tant du règne végétal que du règne animal, il a été démontré que le mécanisme des oxydo-réductions intracellulaires ne présente par les mêmes modalités dans l'un et l'autre sexe. C'est cette différence qu'exprime la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation cytoplasmique.

Toutes choses égales d'ailleurs, le pouvoir d'oxydation des tissus de l'organisme mâle se trouve être plus élevé que celui des tissus homologues de l'organisme femelle de la même espèce, telle est la conséquence de la différence sexuelle dans la valeur du rH intracellulaire. Cette différence s'applique aux Végétaux et aux Animaux et lorsque dans le règne animal nous faisons apparaître un métabolisme général plus élevé chez le mâle, nous constatons simplement le pouvoir énergétique plus élevé de ses tissus, qui est une conséquence directe de leur pouvoir d'oxydation et de la valeur de leur rH intracellulaire.

Il résulte de cette constatation que, parmi les recherches futures à envisager, il serait logique d'essayer de préciser si la différence de métabolisme sexuel, chez les Végétaux, se trouve être du même ordre que dans le règne animal.

Le fait que les oxydations intracellulaires ont pour conséquence la production d'excrétions gazeuses ou d'énergie calorifique facilement mesurables chez les Animaux a permis de vérifier directement la différence globale de métabolisme; il est possible que, pour le règne végétal, la mesure des différences sexuelles de métabolisme demande d'autres méthodes d'investigation, mais il semble bien que les phénomènes ne se trouvent pas foncièrement différents dans l'un et l'autre règne.

A ce sujet, les travaux de FOSSE ont contribué à faire apparaître l'analogie profonde qui existe entre les deux règnes. BÉHAL parle d'ailleurs de ces résultats dans les termes suivants: «La



formation par oxydation de l'aldéhyde formique et de l'acide cyanhydrique qui, isolément, ensemble, ou avec le concours d'autres corps, ont permis de reproduire artificiellement les sucres, les acides aminés, les purines, impose la conviction que la combustion respiratoire n'est pas seulement la source de la chaleur et de l'énergie animale, mais aussi de la synthèse incessante des principes naturels» (C. R. Ac. sc. 1929, t. 189, p. 1133).

Ainsi, les recherches en vue de la généralisation au règne végétal des résultats obtenus chez les animaux, recherches que nous avons préconisées comme une conséquence logique de la 1<sup>ère</sup> loi de sexualisation, se trouvent en accord avec les données nouvelles que les découvertes récentes de la chimie nous ont apportées. Toutefois, nous n'avons pas besoin d'attendre le résultat de ces recherches pour exprimer la différence sexuelle physico-chimique générale qui existe dans le mécanisme de la vie intracellulaire, elle nous est donnée par la différence sexuelle de rH.

Les échanges intracellulaires ne s'effectuent pas avec les mêmes modalités, dans les tissus, suivant qu'ils ont la qualité de mâle ou de femelle, telle est la conséquence de l'existence d'un rH intracellulaire différent suivant le sexe. Dans quelle mesure ces différences sexuelles de chimisme intracellulaire ont-elles une répercussion dans l'utilisation des diverses catégories d'aliments ?

En ce qui concerne le Ver à soie et les Sporozoaires, il a été démontré que chacune des trois catégories: glucides, lipides et protides, avait une évolution différente suivant le sexe considéré. Il est très probable que cette différence sexuelle présente un caractère général en relation avec la qualité sexuelle très générale de la valeur du rH. Nous n'avons pas encore, à ce sujet de précisions suffisantes et nous signalons simplement, là encore, un champ de recherches important et intéressant à envisager.

Des trois catégories d'aliments c'est celle des lipides et graisses qui a fait l'objet des recherches les plus nombreuses et les plus approfondies au point de vue des rapports avec la sexualité. Nous avons pu condenser l'ensemble des résultats obtenus dans les diverses recherches en formulant deux propositions dont nous avons discuté le degré de généralité (chap. VI), mais, nous avons montré (chap. VIII) que la deuxième loi de sexualisation cytoplasmique englobe les deux propositions formulées et comme cette

loi s'applique au règne végétal, elle se trouve avoir un caractère de grande généralité. C'est son énoncé qui résume l'état de nos connaissances en ce qui concerne les rapports entre la sexualité et le métabolisme des lipides.

En définitive, les lois de sexualisation cytoplasmique présentent donc une portée assez générale pour satisfaire à la conception qui se dégage des divers chapitres de notre étude. Elles s'appliquent aux Végétaux et aux Animaux. Elles englobent, dans leurs énoncés, les résultats les plus importants que les études physico-chimiques faites ont obtenus et comme elles ont été établies indépendamment de ces résultats, que la démonstration qui en a été donnée s'en trouve également indépendante, elles constituent une généralisation à la fois assez originale, assez souple et assez vaste pour pouvoir enserrer comme cas particuliers les faits bien établis, jusqu'à ce jour, dans la physico-chimie de la sexualité.

Le résultat de notre étude peut donc s'exprimer de la façon suivante: Dans l'état actuel de nos connaissances, c'est dans l'énoncé des lois de sexualisation que se trouve condensée la première ébauche d'une conception physico-chimique de la sexualité.

---

## CHAPITRE XIV

# LES DIVERSES THÉORIES SUR LES PROBLÈMES DE LA SEXUALITÉ

1. Théorie hormonale et théories chromosomiques. 2. Théorie de GOLDSCHMIDT. 3. Théories métaboliques. 4. Théorie physico-chimique.

L'étude que nous venons de faire du problème de la sexualité envisagé au point de vue physico-chimique, malgré ses imperfections et ses lacunes, se trouve achevée avec l'exposé du chapitre précédent. Il nous a semblé, cependant, qu'il pourrait être utile de rechercher quelle est la place occupée par la conception physico-chimique, que nous venons d'ébaucher, dans l'ensemble des théories générales formulées sur la question de la sexualité.

Les théories jouent, en effet, un grand rôle dans les progrès de la science. Par les généralisations qu'elles édifient, elles nous permettent de saisir les problèmes dans leur ensemble. En dégageant les faits généraux qui ressortent de la série des observations particulières, elles essayent de nous faire comprendre la signification des phénomènes. Leur rôle dans l'orientation des recherches est toujours considérable et il suffit de parcourir l'histoire des sciences pour voir, qu'à toutes les époques, les théories ont joué le rôle de véritables animateurs.

CLAUDE BERNARD a dit très justement: «Les faits sont les matériaux nécessaires, mais c'est leur mise en œuvre par le raisonnement expérimental, c'est à dire la théorie, qui constitue et édifie véritablement la science». (Introduction à l'étude de la médecine expérimentale, Baillière, Paris 1867, p. 47.) Nous sommes pleinement convaincu de la justesse de la pensée du grand physiologiste et si nous essayons de faire l'étude critique des principales théories sur la sexualité ce n'est certes pas pour diminuer leur importance, mais, au contraire, pour essayer, à la lumière des faits apportés par les données physico-chimiques, de mieux comprendre leur

signification et leur portée, en déterminant la position respective de chacune d'elles dans l'image que nos connaissances nous permettent d'avoir, actuellement, sur les difficiles problèmes de la sexualité.

Dans l'étude critique que nous allons faire, nous envisagerons chaque théorie à trois points de vue.

1°. Nous nous demanderons dans quelle mesure l'ensemble des faits établis donne à la théorie, conçue sur ces faits, une base solide et quel est le degré de généralité qu'il lui confère. En d'autres termes, quelle est la légitimité de la généralisation tentée ?

2°. La théorie étant acceptée, nous verrons quelle est sa position vis à vis des divers aspects du problème de la sexualité; comment elle permet de comprendre les diverses modalités des phénomènes et plus particulièrement des phénomènes pour lesquels elle n'a pas été conçue.

3°. Enfin, nous essayerons de préciser quelle sa valeur potentielle, c'est à dire quels sont les problèmes précis qu'elle soulève, par voie de conséquences, et dans quelle mesure la solution de ces problèmes semble pouvoir contribuer aux progrès de la science.

### 1. Théorie hormonale et théories chromosomiques

Nous avons déjà étudié, assez longuement (chap. V), la question des hormones génitales et la valeur de la théorie hormonale; nous nous contenterons de résumer ici, sommairement, les conclusions de notre étude.

Les hormones sexuelles nous montrent un aspect important des différences physiologiques sexuelles, mais, nous avons montré, que, même pour les Vertébrés supérieurs, chez lesquels l'existence des hormones génitales a été démontrée, l'explication des phénomènes sexuels par le jeu hormonal est insuffisante. Si, maintenant, on envisage les autres organismes, c'est à dire l'immense majorité des êtres vivants au sujet desquels aucune démonstration n'a été fournie, on voit que la généralisation de la notion d'hormones sexuelles à l'ensemble des organismes est tout à fait illégitime. Vous avons insisté sur l'inconvénient que présente une semblable généralisation qui, par les facilités d'explications qu'elle fournit, peut donner l'illusion d'un progrès, alors qu'elle n'apporte, le plus souvent, qu'une satisfaction verbale.

L'étude des hormones a mis en évidence l'importance du lien humoral et le mécanisme des actions chimiques qui peuvent

être provoquées par l'intermédiaire du sang et de la lymphe. Ces corrélations chimiques entre les tissus d'un même organisme ont une importance considérable, mais les hormones sexuelles, là où elles existent, ne constituent qu'une des formes de ce mécanisme.

La limitation du problème sexuel à l'aspect hormonal est utile et légitime dans un but de recherches, elle nous paraît devenir nuisible quand elle prétend constituer la base d'une théorie générale et interpréter les phénomènes à la seule lumière de la conception des hormones.

Si, par exemple, il est démontré, qu'en dehors de la présence d'une hormone génitale, le sang d'un sexe diffère de celui de l'autre sexe par une série de qualités: densité, teneur en albuminoïdes, teneur en graisses, teneur en sucres, teneur en urée, teneur en calcium . . . nous ne devons pas, volontairement, fermer les yeux devant cette série de différences pour ne considérer que l'action de l'hormone.

Les différences physico-chimiques sexuelles sont souvent faibles et difficiles à mettre en évidence mais cela ne veut pas dire qu'elles soient sans conséquences. Leur rôle dans les corrélations chimiques et dans l'expression des caractères sexuels est incontestable et les précisions apportées à leur sujet peuvent être aussi importantes que celles tirées de l'étude des hormones.

Que penser, maintenant, des cas, si nombreux, au sujet desquels la présence des hormones sexuelles est une simple hypothèse ? N'est-il pas irrationnel, par exemple, de négliger des différences chimiques sexuelles nettement démontrées comme celles relatives à la teneur du sang en graisses chez les Crustacés pour chercher une explication des phénomènes sexuels dans des différences d'hormones génitales au sujet desquelles toutes les tentatives faites pour apporter une démonstration d'existence sont restées sans résultat ?

Nous nous arrêterons plus longuement à l'étude des théories chromosomiques.

On sait quelle vive lumière l'application des lois de MENDEL a apporté à l'étude des phénomènes de l'hérédité. Par une interprétation judicieuse de ces lois et une étude approfondie des caractères des chromosomes, toute une école de biologistes, à la suite des travaux de CORRENS, a pu apporter une conception générale du problème de la sexualité qui ramène l'étude de cette question à un chapitre de la Génétique. Le lecteur trouvera dans une série



d'excellents ouvrages, parmi lesquels nous citerons CAULLERY 1913, CORRENS 1928, C'ÉNOT 1921, GUYÉNOT 1924, HARTMANN 1930, ROSTAND 1929, WITSCHI 1929d, tous les renseignements utiles pour avoir une idée complète sur cet aspect du problème. Nous ne donnerons ici que les détails indispensables pour nous permettre de poursuivre l'exposé de notre étude.

Considérons deux souris de races pures, une grise G et une blanche b, constituant les parents P d'une lignée. Les hybrides obtenus, première génération filiale  $F_1$  étant tous colorés en gris, nous dirons que le caractère gris est *dominant*, le blanc étant *récessif*.

Les croisements des hybrides de première génération entre eux nous donnent une deuxième génération  $F_2$  dans laquelle apparaît une disjonction des types parentaux. En examinant un nombre suffisant de descendants, une centaine par exemple, on constate, en effet, que, dans cette génération  $F_2$ , un quart des souris a fait retour au type de race blanche pure b, un autre quart est du type de race pure grise G et les deux derniers quarts sont des hybrides tout à fait semblables à ceux de la génération  $F_1$ .

On interprète ces résultats en admettant que la constitution hybride de la génération  $F_1$  ne s'étend pas aux gamètes qui sont restés purs, c'est à dire que les mâles hybrides présentent 50 % de spermatozoïdes à caractère gris G et 50 % de spermatozoïdes à caractère blanc. Les femelles hybrides donnent également 50 % d'ovules gris G et 50 % d'ovules blancs b. Ainsi, dans les fécondations des  $F_1$  entre eux, il se produira toutes les combinaisons possibles des gamètes G et b d'une part avec les gamètes G et b d'autre part, c'est à dire : GG, 2 Gb et bb. C'est bien, effectivement, ce que l'on constate.

Dans la génération  $F_2$ , ainsi obtenue, les individus comme GG ou bb, qui représentent les races pures, grise ou blanche, sont appelés *homozygotes*, parce qu'ils résultent de la fusion de deux gamètes du même type. Les hybrides comme Gb, résultant de la fusion de deux gamètes de types différents, sont appelés *hétérozygotes*. Si l'on fait des croisements entre le parent récessif et un individu hétérozygote de la génération  $F_1$  on obtient 50 % d'individus homozygotes et 50 % d'individus hétérozygotes parmi les descendants.

Dans la majorité des organismes on sait qu'il y a égalité numérique entre les sexes, on peut donc admettre que tout se

passer comme si l'un des sexes étant hétérozygote, l'autre sexe est homozygote récessif, par rapport à un couple de facteurs de sexualité. L'union entre le mâle et la femelle sera alors, au point de vue mendélien, un croisement homohétérozygote.

Si dans une espèce, le mâle est homozygote, la femelle hétérozygote, avec le facteur féminité F dominant par rapport au facteur masculinité m, on pourra représenter le croisement de la façon suivante:

	Mâle mm	×	Femelle Fm
Gamètes:	mm		Fm
descendants:	50 % Fm ♀	+	50 % mm ♂

Tous les spermatozoïdes sont ici équipotentiels, mais la disjonction répartit les facteurs F et m de la femelle entre les ovules; les ovules porteurs de F donneront des femelles, les ovules porteurs de m donneront des mâles. Les chances de fécondation de ces deux catégories d'ovules étant égales, l'égalité des sexes se trouvera réalisée.

Si, maintenant, dans une autre espèce, la femelle est homozygote, le mâle hétérozygote avec le facteur masculinité dominant, il y aura une seule sorte d'ovules f mais deux catégories de spermatozoïdes, les uns M producteurs de mâles, les autres f producteurs de femelles. Chacune de ces catégories de gamètes mâles ayant les mêmes chances de produire une fécondation, l'égalité numérique des sexes se trouvera, là encore, réalisée.

CORRENS (1907) a vérifié l'hypothèse précédente en faisant un croisement entre une plante dioïque *Bryonia dioica* et une espèce voisine hermaphrodite *Bryonia alba*. Il a montré que les résultats des croisements s'expliquent parfaitement en considérant que la plante mâle donne deux espèces de pollen, elle aurait une constitution hétérozygote Mf et produirait deux sortes de gamètes, M et f, le facteur mâle étant dominant, les plantes de *B. dioica* femelle étant des homozygotes récessifs ff.

BATESON a confirmé les résultats expérimentaux obtenus par CORRENS, mais il a montré qu'on pouvait donner des faits une autre interprétation. Nous devons reconnaître que l'interprétation proposée par BATESON paraît moins rationnelle.

BLARINGHEM (1922) pense que si les déductions tirées des l'expérience de CORRENS paraissent simples, c'est parceque, l'hybride obtenu étant stérile, on n'a pas pu en étudier la descen-

dance, mais il lui semble dangereux d'en faire le prototype d'un mode général de la transmission des sexes alors qu'il n'en est qu'un cas particulier.

Nous venons de voir que la conception mendélienne du sexe suppose l'existence de deux sortes d'éléments reproducteurs pour une catégorie de gamètes, or, il se trouve que les recherches particulièrement nombreuses et minutieuses faites sur la spermatogénèse et l'ovogénèse ont abouti à donner une base expérimentale à cette conception.

Chez divers animaux, une paire de chromosomes se présente différemment chez les mâles et les femelles, on les appelle des hétérochromosomes ou chromosomes sexuels, les autres éléments chromatiques étant les autosomes.

Dans le type *Drosophile*, les hétérochromosomes forment, chez la femelle, une paire normale 2 X. tandis que le mâle renferme, suivant les cas, soit un seul hétérochromosome, soit deux hétérochromosomes inégaux.

Dans le type *Abraxas*, c'est le mâle qui renferme la paire normale de chromosomes sexuels alors que la femelle possède le chromosome unique X ou la paire dissemblable XY.

MAC CLUG (1902) a, le premier, essayé d'établir une relation entre le chromosome sexuel et le sexe lui même. De nombreuses recherches et un ensemble remarquable de résultats concordants ont amené les auteurs à édifier des théories chromosomiques du sexe. En dehors des ouvrages dont nous avons parlé plus haut, on trouvera un exposé complet de ces questions dans les nombreuses publications de l'école américaine, en particulier dans les ouvrages de WILSON (1925) et de MORGAN (1926). La conception de l'école américaine est basée sur deux sortes d'observations; les unes cytologiques, relatives aux hétérochromosomes et à leur comportement dans les croisements, les autres, expérimentales, portant sur les caractères de sex-linked et de surcroisement, crossing over.

Les résultats obtenus par l'étude des hétérochromosomes chez les Animaux sont aujourd'hui assez nombreux pour qu'on puisse considérer que la corrélation entre l'existence de ces hétérochromosomes et le sexe présente l'allure d'un phénomène général dans le règne animal. Mais il est bien évident qu'une conception sur les phénomènes généraux de la sexualité doit pouvoir s'appliquer à l'ensemble des êtres vivants. C'est pour cette raison que les

résultats apportés sur les hétérochromosomes dans le règne végétal offrent un grand intérêt.

ALLEN (1917, 1919) a pu montrer l'existence, chez une Hépatique *Sphaerocarpus Donnellii*, d'un dimorphisme des noyaux en rapport avec le sexe, il semble y avoir, dans cet exemple, de véritables hétérochromosomes. SCHACKE (1919) a confirmé ces faits en étudiant une autre espèce *Sphaerocarpus texanus*.

Un jeu chromosomique analogue à celui de *Drosophila* a été décrit par SANTOS (1923, 1924) chez *Elodea canadensis*. Cette espèce possède deux sortes de grains de pollen, les uns porteurs d'hétérochromosomes X, les autres porteurs d'hétérochromosomes Y. Il n'existe qu'une catégorie d'oosphères, toutes pourvues du chromosome X. Si une oosphère est fécondée par un anthérozoïde porteur de X, l'œuf résultant donnera une femelle. Si la fécondation s'effectue par un anthérozoïde porteur de Y, l'œuf qui en résulte donnera un mâle.

D'après SINOTO (1924), il y aurait chez *Rumex acetosa*, deux sortes de grains de pollen, les uns, générateurs de femelles, seraient pourvus de 6 autosomes et un hétérochromosome M; les autres, générateurs de mâles, seraient caractérisés par 6 autosomes et deux hétérochromosomes  $m_1$  et  $m_2$ . MEURMAN (1925) fait remarquer que les faits décrits chez *Rumex acetosa* se retrouvent dans l'espèce *Rumex thyrsiflorus*, mais le jeu chromosomique qu'il trouve dans *Rumex acetosella* est différent. L'auteur signale, en outre, diverses plantes dioïques et quelques espèces d'Hépatiques pour lesquelles les recherches relatives aux hétérochromosomes sont restées sans résultat.

Si dans le règne végétal les travaux sur les chromosomes sexuels n'ont donné encore que des résultats peu nombreux, il apparaît, cependant, que l'existence de ces caractères sexuels dans des groupes aussi éloignés les uns des autres que les Méta-zoaires, les Hépatiques, les Phanérogames, plaide en faveur de la généralité du caractère sexuel chromosomique. La différence sexuelle dans le jeu des chromosomes nous paraît donc pouvoir être considérée comme un caractère morphologique sexuel d'un ordre de généralité comparable à celui que présentent les phénomènes de la sexualité dans un très grand nombre d'êtres vivants. A ce titre, cette différence constitue un caractère sexuel dont l'importance est considérable.

L'interprétation des faits par la théorie chromosomique est très rationnelle pour un certain nombre de cas mais on trouve d'autres cas, assez nombreux, qui ne sont plus en accord avec la théorie. Comment, par exemple, concilier l'importance du facteur hétérochromosome dans le déterminisme du sexe avec les résultats que nous apportent les recherches de BOVERI (1911) sur les rapports entre le chromosome sexuel et l'hermaphroditisme et celle de SCHLEIP (1911) sur *Rabditis nigrovirens*. Dans cette espèce, la génération libre est gonochorique sexuée, les femelles ont deux chromosomes X et les mâles ont un chromosome X. La génération parasite est hermaphrodite, cependant les individus de cette génération sont porteurs de deux chromosomes X, ils doivent être considérés comme des femelles. Mais, dans ces organismes hermaphrodites, les cellules à deux chromosomes X peuvent se différencier soit en ovogonies soit en spermatogonies. Ici, le nombre de chromosomes est donc sans aucun rapport avec une manifestation fondamentale de la sexualité, la différenciation de la glande génitale dans le sens mâle ou dans le sens femelle.

Les Phasmes sont, parmi les Insectes, ceux chez lesquels l'existence de l'hétérochromosome apparaît avec le plus de netteté (DE SINÉTY 1901). Or, on a constaté, dans ce groupe, que des mâles et des intersexués pouvaient apparaître en dehors de toute fécondation. Par conséquent, dans ce cas, le pouvoir de détermination sexuelle de l'hétérochromosome n'apparaît pas. Il en est de même chez *Drosophila simulans*. Les intersexués de cette espèce présentent un mélange de caractères mâles et de caractères femelles, tous ont deux chromosomes X et correspondent à des femelles. L'inversion sexuelle est ici due à un facteur logé dans la deuxième paire de chromosomes (STURTEVANT 1920).

Chez *Drosophila ampelophila*, les femelles normales sont triploïdes, la nombre des chromosomes normaux ou autosomes est de  $3n$  : il y a également 3 hétérochromosomes 3 X. Parmi les descendants, qui sont également triploïdes, certains ne présentent plus que 2 X au lieu de 3 dans leur formule chromosomiale, ces descendants réalisent tous les degrés de l'intersexualité. BRIDGES (1922) distingue, dans cette espèce de Drosophile, des supermâles à 3 N autosomes et un seul X et des superfemelles à 2 N autosomes et 3 X. Ces deux sortes d'individus sont stériles. Le sexe ne dépend donc plus seulement du nombre des chromosomes X mais du rapport entre les hétérochromosomes et les autosomes.



Le facteur X ne peut donc être, ici, qu'un des éléments de la détermination du sexe.

On pourrait citer d'autres exemples de phénomènes de sexualité tout à fait inexplicables par les théories chromosomiques. GUYÉNOT (1924), dans son livre sur l'hérédité, a fait une étude complète, très judicieuse, de cette question. Il montre, qu'à moins d'accumuler les hypothèses, on ne peut conserver l'interprétation factorielle et la représentation chromosomique qu'à la condition d'envisager un seul facteur de sexualité contenu uniquement dans le chromosome X et qui déterminerait le sexe, suivant qu'il serait simple ou double. Mais il y a de nombreuses difficultés à envisager une conception aussi simple et GUYÉNOT, en les faisant ressortir, nous montre bien toute l'insuffisance des théories chromosomiques.

GOLDSCHMIDT a insisté, à plusieurs reprises, dans ses diverses publications, sur les lacunes de ces théories. GOLDSCHMIDT et FISCHER (1927) nous montrent que les faits constatés dans le gynandromorphisme des papillons ne peuvent s'expliquer par la distribution des chromosomes et qu'il faut faire appel à une théorie plus complexe.

De l'ensemble de ces travaux, il résulte que les conceptions chromosomiques qui considèrent le facteur hétérochromosome comme la cause déterminante de la différenciation sexuelle dépassent les faits acquis. Nous pensons d'ailleurs que la contemporanéité de deux phénomènes n'établit pas forcément entre eux des rapports de cause à effet dans un sens déterminé. Il n'est pas prouvé que la distribution de l'hétérochromosome soit précisément la cause de la sexualité. Il semble, au contraire, à la lumière de l'ensemble des constatations faites, que les caractères chromosomiques pourraient, fort bien, être une simple conséquence de la sexualité elle même.

Dans les théories chromosomiques les plus récentes, les auteurs ont essayé de remédier à l'insuffisance de l'explication chromosomique en faisant intervenir d'autres facteurs. Nous examinerons deux de ces conceptions; l'une, celle de CORRENS, repose sur les études de sexualité du règne végétal, l'autre, celle de WITSCHI, tire ses arguments du règne animal.

CORRENS (1928), dans son ouvrage sur le déterminisme et la répartition des sexes chez les plantes supérieures, montre que si le développement des organes sexuels est réglé par l'action des

gènes, qualités des chromosomes, il dépend aussi d'autres facteurs qui sont susceptibles de modifier, dans une certaine mesure, l'action des premiers.

L'auteur distingue quatre catégories de plantes. Dans les deux premières catégories, comprenant des Fougères, des Mousses, les Lycopodinéés hétérosporées, les Phanérogames non dioïques, les gènes actifs, pour l'un et l'autre sexe, existent côte à côte, agissant simultanément dans l'individu. Mais l'effet de ces gènes peut-être inhibé par l'action des facteurs externes et certaines conditions de nutrition peuvent alors donner des prothalles exclusivement mâles ou exclusivement femelles.

Dans les deux autres catégories (Bryophytes dioïques et Phanérogames dioïques) le déterminisme du sexe est d'un type différent. Il existe, à côté de gènes qui assurent le développement des organes mâles ou femelles, d'autres facteurs internes que CORRENS appelle des réalisateurs. L'un de ces réalisateurs peut inhiber le fonctionnement de la gène active pour le développement des organes femelles, l'autre s'oppose à l'action de la gène active pour le développement des organes mâles. Ces réalisateurs jouent le même rôle que les conditions de nutrition chez les Mousses hermaphrodites ou les prothalles de Fougères, mais ce sont des facteurs internes.

CORRENS montre que les rapports numériques constatés entre les individus des deux sexes se trouvent favorables à l'hypothèse d'un déterminisme du sexe par des facteurs liés à des chromosomes. Si l'égalité des sexes n'est pas toujours réalisée, c'est parce que les cellules germinales ne se comportent pas de même au point de vue physiologique et qu'elles réagissent différemment à l'action des facteurs externes suivant qu'elles contiennent le facteur déterminant mâle ou le facteur déterminant femelle.

Les conceptions de CORRENS sont dominées par le point de vue génétique. La nécessité de faire appel, soit à l'action de facteurs externes, soit à l'action de réalisateurs, montre, toutefois, que la qualité chromosomique n'est pas le seul facteur de sexualité. L'autre facteur est l'expression d'une qualité sexuelle physiologique. Ce deuxième facteur, auquel CORRENS n'attribue qu'une importance secondaire, nous le considérons comme une des manifestations des qualités physico-chimiques ou physiologiques qui dominent la sexualité et comme nous n'avons pas la preuve que le caractère chromosomique constitue le déterminant fondamental

et primitif du sexe, nous considérons ce caractère chromosomique comme étant, lui aussi, une manifestation, dans le plan cyto-logique, des qualités physico-chimiques primitives et fondamentales de la sexualité.

WITSCHI (1922, 1929d) nous donne une conception sur le déterminisme du sexe qui se rapproche de celle de CORRENS. La différenciation sexuelle est sous la dépendance de facteurs qui sont, soit sous l'influence du milieu (détermination sexuelle phénotypique), soit contrôlés par les gènes (différenciation sexuelle génotypique).

Mais l'étude de WITSCHI (1929c) sur le rôle des chromosomes dans le déterminisme du sexe l'a amené à attribuer au facteur chromosomal une importance bien moindre que celle que lui accorde CORRENS. WITSCHI nous fait remarquer qu'en présence de l'effroyable complexité des faits révélés par l'étude des chromosomes dans leurs rapports avec le sexe, la période d'enthousiasme du début est aujourd'hui passée: le rôle de l'hétérochromosome dans le déterminisme du sexe s'étant révélé l'un des problèmes les plus complexes de la Biologie.

L'étude de l'hermaphrodisme rudimentaire dans ses rapports avec l'hétérochromosome a donné à WITSCHI (1929c) les résultats suivants:

Chez la *Drosophile*, le mécanisme des chromosomes opère avec une grande perfection. Il a le contrôle total de la détermination du sexe partout où le fonctionnement est normal.

Chez *Sagitta*, il n'existe, au contraire, aucun chromosome qui assure le mécanisme de détermination du sexe.

Dans les races indifférenciées de *Rana temporaria*, il y a un mécanisme chromosomal de détermination sexuelle, mais il est régulièrement dominé, même dans les conditions normales, par des facteurs d'une autre nature entraînant l'apparition d'un hermaphrodisme rudimentaire.

Dans les races différenciées de diverses espèces de Grenouilles et chez les Oiseaux, le mécanisme chromosomal, qui normalement détermine la différenciation sexuelle, peut encore être dominé par des facteurs expérimentaux (WITSCHI 1929b et DOMM 1927).

Pour la génération parasite de *Angiostomum* et chez les Aphides, il y a un mécanisme chromosomal, mais il est dirigé par des facteurs dominants. Il a perdu le rôle de déterminant du sexe qu'il possédait autrefois.

WITSCHI conclut, de ces faits, qu'il n'y a qu'une façon de comprendre des résultats si différents, c'est de leur donner une signification phylétique. Le mode de détermination sexuelle par le mécanisme chromosomique est un caractère que la plupart des êtres gonochoriques ont acquis au cours de leur évolution. Comme les autres caractères de ce type, il a progressé dans certaines espèces et a atteint des stades divers de perfection (*Rana*, *Drosophila*). Dans quelques cas, il a de nouveau disparu, parcequ'il ne se trouvait pas adapté au type de développement sexuel des espèces considérées (*Angiostomum*, Aphides).

Comme on le voit, cette conception évolutionniste sur la signification des chromosomes n'accorde pas au jeu chromosomal la qualité d'un caractère primordial et prédominant de la sexualité. L'hétérochromosome est un des caractères sexuels, il n'est pas nécessairement le directeur de l'orientation et des manifestations de la sexualité.

## 2. Théorie de GOLDSCHMIDT

Les travaux de GOLDSCHMIDT ont largement contribué à démontrer l'insuffisance des théories chromosomiques. L'auteur a conçu une théorie physiologique du sexe dont nous allons décrire les grandes lignes.

Les recherches de GOLDSCHMIDT (1911 à 1928) ont porté, plus particulièrement, sur l'étude des phénomènes de sexualité chez le papillon *Lymantria dispar*. Par des croisements de races, judicieusement choisis, l'auteur a pu obtenir tous les degrés de l'intersexualité.

Les intersexués commencent leur développement avec un sexe déterminé, leur sexe génétique. Il y aura 2 X dans la formule chromosomique du mâle et 1 X dans la formule chromosomique de la femelle. Cette formule chromosomique sera conservée par l'organisme malgré toutes les modifications de l'intersexualité, modifications pouvant aller jusqu'à l'inversion du sexe.

GOLDSCHMIDT a obtenu une série intersexuelle allant du sexe femelle comme point de départ, avec une série d'intermédiaires, jusqu'au sexe mâle et, récemment, l'auteur a également obtenu une série d'intersexualité mâle avec, comme produit final, la transformation du mâle génétique en femelle. Des expériences appropriées permettent de constater que, malgré les diverses transformations obtenues, les animaux possèdent la constitution génétique de leur sexe primitif.

Ainsi, chaque œuf fécondé peut produire soit l'un, soit l'autre sexe, ou un degré intermédiaire quelconque, sans qu'il y ait de changement dans le mécanisme des chromosomes sexuels, mécanisme qui, en se déroulant normalement, ne devrait cependant déterminer qu'un seul sexe. L'importance très relative du facteur chromosomique apparaît ainsi fort nettement dans les expériences de GOLDSCHMIDT.

C'est le phénomène de l'hybridation qui, introduisant un facteur nouveau dans l'interaction de l'œuf et du spermatozoïde, entraîne les manifestations d'intersexualité. Ainsi, l'œuf d'une race déterminée qui, avec les spermatozoïdes de sa race donne des femelles normales, pourra donner successivement, avec les spermatozoïdes de races différentes A, B, C, des intersexués faibles, correspondant à A; des intersexués moyens, correspondant à B; et enfin des mâles, correspondant à la fécondation par C.

Le résultat sexuel des fécondations dépend donc d'une certaine relation quantitative entre les éléments qui interviennent. L'analyse génétique montre que c'est le chromosome X qui, dans la fécondation croisée, apporte l'élément capable de détruire l'équilibre en faveur du mâle. Le chromosome X contient donc un facteur ou gène de masculinité. Le facteur de féminité F, étant en dehors du chromosome X, est donné, dans la même mesure, à chaque œuf. C'est donc une relation quantitative entre les facteurs de masculinité et ceux de féminité qui détermine le sexe.

Chaque œuf fécondé contient des gènes de détermination sexuelle pour les deux sexes, les gènes F et M; il est bipotent. C'est une relation quantitative de ces gènes qui détermine le sexe selon le schéma  $F > M = \text{♀}$  ou encore  $F < M = \text{♂}$ .

Dans les expériences d'intersexualité, il existe un moment particulier, le point critique, moment de changement du sexe. Cet instant critique ou point de virage a une position variable dans le temps; il apparaît à des stades d'autant plus primitifs du développement que le trouble d'équilibre entre les gènes est plus considérable. C'est parce que les croisements entre races éloignées apportent un trouble dans le rapport normal des gènes  $\frac{F}{M}$  que l'intersexualité apparaît. Il existe, dans le processus du développement, une série de points auxquels le sexe peut changer, suivant la valeur de  $\frac{F}{M}$ .



Chacun des gènes, F et M, est l'origine d'une chaîne de réactions se déroulant avec une vitesse proportionnelle à la quantité absolue des gènes. Dans les cas normaux, les courbes des réactions en marche ne se coupent pas durant le développement. Mais si l'on introduit des quantités trop grandes de matière M, par hybridation, la réaction M acquiert, dans l'hybride, une vitesse relativement trop grande qui oblige les deux courbes de réaction à se couper en un point critique, c'est l'inversion du sexe.

Le degré d'intersexualité dépendra de la précocité du point critique et un organe sera d'autant plus profondément modifié que sa différenciation dans le développement se trouvera plus tardive. C'est effectivement ce que GOLDSCHMIDT a montré sur les antennes des Papillons.

Les gènes sexuels sont des catalyseurs qui accélèrent les réactions proportionnellement à leur quantité. Les facteurs sexuels qui déterminent les différenciations seraient des hormones sexuelles, andrase et gynase.

GOLDSCHMIDT (1928b) pense que sa théorie de détermination du sexe a prouvé sa valeur parce qu'elle est applicable à tous les cas de bisexualité normaux ou accidentels, aux changements de sexe qui peuvent intervenir au cours d'un développement et qu'elle permet d'expliquer, simplement, la détermination du sexe en englobant les résultats de la génétique, de la cytologie et de la physiologie du développement.

La nécessité dans laquelle s'est trouvé GOLDSCHMIDT de faire appel à la notion d'hormones sexuelles, pour donner à sa théorie plus d'ampleur et de cohésion, semblait pouvoir établir un lien entre les deux grandes conceptions modernes du problème de la sexualité, la conception génétique et la conception hormonale. C'est bien ce que pensait PÉZARD quand il écrivait: «n'est il pas troublant, néanmoins, de constater que GOLDSCHMIDT a été obligé pour relier les faits d'imaginer des facteurs enzymoïdes (andrase et gynase), très précoces sans doute, mais agissant par des hormones».

En réalité, la théorie de GOLDSCHMIDT n'apporte aucune aide à la conception hormonale de la sexualité. GOLDSCHMIDT (1927c) estime que la détermination du sexe chez les Vertébrés se règle par le même mécanisme que pour les Invertébrés. Les courbes de réaction de la détermination féminine et de la détermination masculine se déroulent parallèlement. Chez les Verté-

brés la période sexuelle se maintient très longtemps, après un développement relativement long. L'auteur nous donne d'ailleurs son impression sur les partisans de la théorie hormonale «Ils croient que toutes les différenciations sexuelles sont dirigées par ces hormones, sans réfléchir que le sexe est déjà là quand les glandes sexuelles peuvent produire des hormones» (GOLDSCHMIDT 1928b, p. 66).

La théorie de GOLDSCHMIDT, en faisant intervenir l'hypothèse des andrases et gynases, admet l'existence d'une différence de métabolisme dans la caractéristique des sexes. RIDDLE (1927a, b) revendique la priorité de cette conception. Effectivement, dès 1912, 1914, RIDDLE a montré l'existence d'une différence de métabolisme en rapport avec le sexe chez les Oiseaux. Nous avons indiqué (chap. X) l'intérêt de ces découvertes.

GOLDSCHMIDT (1927a, d) estime que les expériences de RIDDLE n'apportent pas la preuve de l'existence d'une intersexualité ni celle d'un renversement de sexe obtenus par des conditions expérimentales nouvelles. Il n'y a, dit-il, rien de nouveau dans l'idée qu'en dernier ressort le sexe est, en définitive, sous la dépendance de processus chimiques que l'on peut appeler le métabolisme, mais, si la mesure de la différence de métabolisme entre les sexes est un travail très méritoire, elle ne peut apporter aucune explication des problèmes du déterminisme du sexe.

GOLDSCHMIDT formule ici une critique qui s'adresse à toutes les théories métaboliques de la sexualité. L'auteur, dans une autre publication, a d'ailleurs précisé sa pensée, à ce sujet, quand il a écrit que toute théorie sur la détermination du sexe «doit utiliser des représentations physiologiques concrètes au lieu de vagues expressions générales de métabolisme» (1928b, p. 60).

Cette critique des théories métaboliques nous semble tout à fait injustifiée. Si, en effet, le terme métabolisme, qui est un terme très général, peut paraître vague, parcequ'il peut-être appliqué à des manifestations diverses de l'activité physiologique, il est possible de l'envisager dans un sens très précis et c'est ce qui se réalise quand on effectue, à ce sujet, soit des mesures énergétiques, soit des mesures de dégagements gazeux, soit encore quand on apprécie le mécanisme des oxydo-réductions intracellulaires ou l'évolution des diverses catégories d'aliments. Les théories métaboliques demandent des critiques et nous en parlerons, mais elles ne sont pas de cette nature.

La théorie de GOLDSCHMIDT a le mérite d'être parfaitement adaptée aux découvertes, d'ailleurs très remarquables, de l'auteur, elle nous offre une conception générale des phénomènes de la sexualité qui est assez tentante, mais nous avons déjà insisté, à divers reprises, sur les inconvénients des explications qui reposent sur des facteurs difficiles à apprécier au point de vue expérimental. Nous avons dit pourquoi la démonstration de l'existence des andrases et des gynases et l'étude des qualités de ces hormones, encore hypothétiques, nous paraissaient des précisions indispensables pour donner à la théorie une base solide.

Il est important de connaître l'opinion d'un auteur qui a examiné la question à un tout autre point de vue, le point de vue génétique. GUYÉNOT (1924) estime que la théorie de GOLDSCHMIDT n'a pu échapper aux difficultés que l'on rencontre quand on veut concilier la conception chromosomique du sexe avec l'interprétation factorielle classique. «Quant à l'explication précise formulée par GOLDSCHMIDT, il n'échappe à personne que les valeurs relatives données aux différents facteurs, sont essentiellement hypothétiques et ne sont calculées que d'après les résultats qu'il s'agit d'expliquer, on ne peut voir, dans ces essais, que des images, des comparaisons et non une explication (GUYÉNOT, p. 369).

### 3. Théories métaboliques

Les différentes théories que nous venons de décrire ont le mérite de faire ressortir l'importance de divers caractères généraux de la sexualité. Nous avons pu remarquer, toutefois, qu'aucune d'elles n'avait pu échapper à l'examen de l'aspect métabolique du problème. L'importance accordée à ce point de vue est parfois bien faible, mais il n'est pas possible de concevoir le problème général de la sexualité sans l'envisager. Une semblable constatation nous paraît constituer un argument en faveur des théories métaboliques.

La différence de métabolisme qui existe entre les sexes avait été notée depuis longtemps. GEDDES et THOMPSON, dans leur livre sur l'évolution du sexe, ont repris les idées émises par ROLPH et par BROOK pour en constituer la base d'une théorie de la sexualité.

Il y a lieu de distinguer, dans la vie cellulaire, des changements anaboliques, dans lesquels la transformation des substances alimentaires aboutit à des corps de plus en plus complexes avec

une accumulation d'énergie, et des phénomènes cataboliques entraînant la destruction des corps complexes, leur transformation en corps plus simples avec libération d'énergie. GEDDES et THOMPSON arrivent à la conclusion que le mâle et la femelle sont le résultat et les expressions respectifs de la prépondérance du catabolisme et de l'anabolisme. Le mâle est la résultante d'un catabolisme prépondérant. Il est le sexe le plus actif et le plus mobile, il tend à détruire ses réserves nutritives rapidement, il reste alors plus petit, plus affamé que la femelle et tend à vivre moins longtemps. La femelle, au contraire, est la résultante d'une anabolie prépondérante. Elle accumule des réserves nutritives, devient plus grasse, plus passive et vit plus longtemps.

LOISEL (1904) a repris cette étude du déterminisme sexuel. Il montre que la concordance des résultats obtenus par divers biologistes permet de conclure que «chez les plantes inférieures, la formation des organes mâles est en rapport avec les mauvaises conditions d'existence, celle des organes femelles avec les bonnes» (p. 910).

L'auteur estime que la théorie de GEDDES et THOMPSON est l'expression des faits et ne saurait être renversée.

Les idées de GEDDES, THOMPSON, LOISEL expriment la plus ancienne théorie métabolique sur la sexualité. Ce que nous savons des différences sexuelles physico-chimiques nous permet de dire que cette théorie reflète certainement une part de la vérité.

On peut lui adresser plusieurs critiques. Tout d'abord, à l'époque où elle fut énoncée, elle reposait, peut-être, sur un ensemble de faits un peu insuffisant. Aujourd'hui cette critique a perdu de sa valeur car des faits nouveaux se sont trouvés en accord avec la théorie. Une autre critique plus grave peut-être faite. La généralisation, qui est un peu hâtive, exprime, peut-être, d'une façon trop simpliste des phénomènes complexes.

Certaines constatations sont difficiles à concilier avec la théorie. COLLIN (1912) note que, chez les Acinétiens, la conjugaison s'effectue souvent entre des individus morphologiquement semblables; soit entre deux individus gras, visiblement anaboliques, soit entre deux individus maigres, visiblement du type catabolique. On peut d'ailleurs constater, même chez les Mammifères, l'existence, dans une même espèce, d'individus mâles qui sont plus riches en graisses que les individus femelles. Exceptionnellement, le sexe mâle peut donc réaliser un type d'anabo-

lisme plus prononcé que celui de la femelle. Il est d'ailleurs fort possible que ces exceptions ne constituent pas des objections formelles à la théorie, mais la théorie elle-même ne nous apporte pas l'interprétation qu'il convient de donner à ces faits pour qu'ils ne se présentent pas en opposition avec elle.

RABAUD (1928) fait la critique des idées de GEDDES, THOMPSON et LOISEL. Il constate que l'activité des mâles traduit, à coup sûr, une très grande intensité d'échanges «mais un métabolisme intense n'est pas forcément catabolique, l'intensité porte aussi bien sur l'assimilation que sur la désassimilation» (p. 205).

La critique faite par RABAUD nous conduit à envisager le problème à un autre point de vue, celui des différences sexuelles dans le métabolisme total. RIDDLE a eu le mérite de démontrer l'existence des différences de métabolisme chez les Oiseaux et de prouver que le sexe mâle est caractérisé par un pouvoir énergétique plus élevé. La théorie de RIDDLE, dont nous avons déjà parlé (chap. X), est une généralisation des découvertes faites par cet auteur. Nous avons montré que l'ensemble des constatations faites dans des groupes très variés du règne animal rend cette généralisation parfaitement légitime, en ce qui concerne les Animaux.

La théorie de RIDDLE n'est d'ailleurs pas en opposition avec celle de GEDDES et THOMPSON, elle échappe aux critiques que l'on peut adresser à la première théorie métabolique, mais comme elle repose uniquement sur des faits tirés du règne animal, elle porte, à sa base, une lacune assez grave pour une théorie qui vise à expliquer les phénomènes de la sexualité dans toute leur généralité.

Une autre façon d'envisager les caractères sexuels métaboliques consiste à étudier les différences chimiques qui apparaissent entre les sexes.

SMITH, G., à la suite de ses découvertes sur les Crustacés, conclut, de l'ensemble de ses résultats, qu'à une certaine période de l'évolution des glandes génitales, l'élaboration de graisses pour les besoins de l'ovaire ou des organes annexes caractérise le métabolisme de la femelle, tandis que, chez le mâle, cette forme de réserves est moins importante et joue certainement un rôle différent. L'auteur pense que cette conclusion peut-être généralisée et doit s'appliquer à tous les organismes.



DONCASTER (1914a), s'appuyant sur les résultats de SMITH, G. et sur ceux obtenus par STECHE (1912), énonce la théorie suivante. C'est le métabolisme qui détermine le sexe et les caractères sexuels secondaires et non l'inverse. Chaque organisme recevrait les caractères des deux sexes et serait potentiellement hermaphrodite. Il recevrait, ou ne recevrait pas, un certain déterminant sexuel, probablement représenté par un chromosome particulier, et à ce déterminant se trouverait associé une certaine forme de métabolisme. Dans son livre sur la physiologie de la détermination du sexe, DONCASTER (1914b) développe ces idées et apporte des arguments pour étayer sa théorie. Malheureusement, à cette théorie dont l'allure est assez générale pour embrasser le problème de la sexualité dans son ensemble, l'auteur n'a cherché de fondements que dans l'étude du règne animal. On a pu adresser à DONCASTER des critiques relativement à l'insuffisance des arguments qu'il a tiré du règne animal, il nous semble que la critique la plus grave consiste en l'absence de documents venant du règne végétal. Il est difficile de constituer une base solide à une théorie qui vise l'ensemble de la sexualité chez les êtres vivants en délaissant les phénomènes qui se rapportent à une aussi grande proportion de ces êtres.

#### 4. Théorie physico-chimique

Les théories métaboliques sont loin de s'opposer les unes aux autres, on peut même dire qu'elles se complètent, chacune ayant examiné la question de la sexualité à un point de vue différent, mais, chacune ayant fait ressortir l'importance de qualités métaboliques comparables dans les manifestations sexuelles.

La conception de GEDDES, THOMPSON et LOISEL, celle de SMITH, G., celle de RIDDLE, celle de DONCASTER renferment chacune une part de la vérité. Toutefois, en examinant ces théories aux divers points de vue que nous avons fixés pour en faire l'étude critique, nous avons constaté en elles des insuffisances. Aucune ne s'est montrée capable d'envisager la question de la sexualité dans son ensemble, à la lumière de documents suffisamment nombreux et probants pour constituer une base solide de généralisation.

Nous avons indiqué, au début de cet ouvrage (chap. I), les raisons pour lesquelles il apparaît que toute conception générale sur la sexualité doit reposer sur l'étude des phénomènes que l'on

peut retrouver chez la plupart des êtres vivants aussi bien du règne végétal que du règne animal. Dans notre étude sur la physico-chimie de la sexualité, nous nous sommes astreints à réaliser cette condition. La conception qui s'est dégagée comme conclusion de notre étude repose ainsi sur des résultats tirés de groupes très divers et très éloignés les uns des autres. C'est la réalisation de la première condition que l'on peut demander à toute théorie générale pour légitimer sa généralité même.

La conception physico-chimique de la sexualité, reposant sur les notions de polarisation sexuelle et sur les lois de sexualisation, se montre capable d'englober les diverses théories métaboliques que nous avons exposées plus haut, elle les précise et elle les complète. Les conceptions de GEDDES, THOMPSON et LOISEL, celle de SMITH et DONCASTER, celle de RIDDLE nous apparaissent comme des cas particuliers de la polarisation sexuelle ou comme l'expression des diverses manifestations de la sexualisation.

D'autre part, la notion de sexualisation s'est montrée capable d'une généralisation qu'aucune des conceptions antérieures n'avait pu tenter. Confrontée avec les divers aspects du problème de la sexualité; métabolisme, différences sexuelles physiologiques et physico-chimiques, intersexualité, changements de sexe, elle s'est trouvée en plein accord avec les résultats, cependant si divers, qu'apportent des recherches fort dissemblables et elle a même pu fournir des explications rationnelles à des résultats jusqu'alors inexpliqués.

Ce double caractère de généralité confère à la conception physico-chimique la qualité de représenter, dans l'état actuel de nos connaissances, la conception à la fois la plus précise et la plus générale que nous possédions aujourd'hui sur l'aspect métabolique des problèmes sexuels.

La transformation de la conception physico-chimique en une véritable théorie sur la sexualité demande l'introduction d'hypothèses.

Nous avons vu les raisons pour lesquelles il nous paraissait que les théories chromosomiques, malgré l'intérêt considérable qu'elles présentent, manifestent, cependant, une insuffisance indiscutable. Le point de vue de WITSCHI sur la signification phylétique du chromosome sexuel semble bien être le plus rationnel mais il ne nous renseigne guère sur la signification des phénomènes. Nous ne pouvons, toutefois, imaginer une théorie générale de la

sexualité qui voudrait ignorer les résultats acquis sur les chromosomes sexuels quelque difficile que soit l'interprétation de ces résultats.

Nous avons vu que les phénomènes de la sexualité sont dominés par les caractères physico-chimiques et les qualités physiologiques de l'organisme. Le caractère chromosomique est, lui aussi, sous la dépendance des qualités physico-chimiques de la cellule ; il est le résultat d'un certain équilibre qui s'établit entre les constituants nucléaires et le cytoplasme. Nous avons appris par l'étude de la sexualisation cytoplasmique que l'état du cytoplasme traduit, comme celui du noyau, les qualités sexuelles. L'équilibre établi entre les divers éléments de la cellule peut réaliser certaines images chromosomiques qui expriment des qualités en rapport avec la sexualité.

Toutefois, les images chromosomiques ne nous livreront véritablement leur secret que quand nous connaîtrons les causes physiques ou chimiques dont elles sont l'expression. Nous saurons alors, mais, probablement, alors seulement, dans quelle mesure l'image ainsi réalisée traduit une des causes profondes qui peuvent agir dans la détermination du sexe.

La théorie physico-chimique nous amène donc à poser le problème de la physiologie cellulaire. Ce n'est vraisemblablement pas la cytologie seule qui arrivera à résoudre ce problème sexuel. La connaissance approfondie de la physico-chimie de la cellule semble devoir être indispensable et c'est probablement la cytophysiologie qui apportera la solution de l'énigme dont se trouve encore enveloppé le problème de la sexualité.

Nous ne devons pas, cependant, revendiquer pour la théorie physico-chimique de la sexualité le mérite de poser le problème de la physiologie cellulaire. Ce problème est posé, depuis longtemps, par les diverses branches de la Biologie et la théorie émise ne fait que souligner son importance.

Nous sommes ainsi amenés à examiner la théorie physico-chimique au troisième point de vue que se proposait notre étude critique, à savoir, quelle est la valeur potentielle de la théorie ? Quels sont les problèmes précis qu'elle soulève par voie de conséquences et dans quelle mesure la solution de ces problèmes semble-t-elle pouvoir contribuer aux progrès de la science ?

Il nous faudrait, pour répondre à cette question, reprendre les divers chapitres de cet ouvrage. Nous retrouverions alors

une série de problèmes précis dont la solution apportera probablement des clartés fort utiles, non seulement à la sexualité, mais à toute la biologie.

Il nous paraît, d'ailleurs, que des trois qualités que nous avons prises comme critères de la valeur des théories c'est la dernière, la qualité potentielle, qui se trouve être le plus parfaitement remplie par la théorie physico-chimique de la sexualité.

Si cette théorie nous paraît constituer un progrès parce qu'elle a pu englober les diverses théories métaboliques en apportant l'avantage d'une plus grande généralité et d'une plus grande précision, elle marque seulement une simple étape dans la voie du progrès.

La conception physico-chimique n'a fait que soulever un léger coin du voile. Si l'étape marquée, par les explications rationnelles qu'elle a fournies et par les problèmes précis qu'elle a posés, peut suggérer ou faciliter des recherches dans une voie que nous croyons riche de réalisations fécondes, nous aurons été largement récompensé de l'effort de synthèse qui a été tenté dans cet ouvrage.

---

## BIBLIOGRAPHIE

- ABDERHALDEN, E. 1920. Weitere Beiträge zur Kenntnis von organischen Nahrungsstoffen mit spezifischer Wirkung. IV. Gaswechseluntersuchungen an mit geschliffenem Reis mit und ohne Hefezusatz ernährten Tauben. Arch. f. gesamm. Physiol., t. 187, p. 80.
- ABDERHALDEN, E. 1922a. Ergänzung zu der Mitteilung von W. R. HESS über «Die Rolle der Vitamine im Zellchemismus». Zeitschr. Physiol. Chem., t. 119, p. 117.
- ABDERHALDEN, E. 1922b. Bemerkung zu «Die Rolle der Vitamine im Zellchemismus» von W. R. HESS. Zeitschr. Physiol. Chem., t. 122, p. 88.
- ABDERHALDEN, E. 1924. Bemerkungen zu den Arbeiten von W. R. HESS und KARL ROHR: Über den Einfluß thermischer Vorbehandlung von Trockenhefe usw., mit einem Beitrag zur Kenntnis der Vogelberiberi und P. ROELLI, Die Aktivierung der Invitroatmung durch Muskelkochsaft, untersucht an verschiedenen Gewebsarten von gesunden Tauben, Beriberitauben und Hungertauben. Zeitschr. Physiol. Chem., t. 134, p. 97.
- ABDERHALDEN, E. und GELLHORN, E. 1922. Weitere Beiträge zur Kenntnis von organischen Nahrungsstoffen mit spezifischer Wirkung. XIV. Mitteilung. Arch. f. gesamm. Physiol., t. 195, p. 1.
- ABDERHALDEN, E. und SCHMIDT, L. 1920. Weitere Beiträge zur Kenntnis von organischen Nahrungsstoffen mit spezifischer Wirkung. Arch. f. gesamm. Physiol., t. 185, p. 141.
- ABDERHALDEN, E. und WERTHEIMER, E. 1921. Weitere Beiträge zur Kenntnis von organischen Nahrungsstoffen mit spezifischer Wirkung. VII. Mitteilung. Arch. f. gesamm. Physiol., t. 191, p. 258 à 277. Voir aussi dans: Arch. f. gesamm. Physiol., t. 192, p. 174 à 182; t. 194, p. 647 à 673; t. 195, p. 460 à 479 (1922); t. 198, p. 169 à 178 et p. 583 à 589; t. 199, p. 352 à 364 (1923); t. 202, p. 395 à 404 et p. 405 à 409 (1924).
- ABDERHALDEN, E. und WERTHEIMER, E. 1927. Versuche über den Einfluß des Geschlechts auf die Alkoholwirkung. Bioch. Zeitschr., t. 186, p. 252.
- ADDIS, T., MAC KAY, E. M. and MAC KAY, L. L. 1926. The effect of the kidney of the long continued administration of diets containing an



- excess of certain food elements. I. Excess of protein and cystine. Journ. of biol. chem., t. 71, p. 139.
- AGAR, W. E. 1914. Parthenogenetic and sexual Reproduction in *Sinocephalus vetulus* and other Cladocera. Journ. of Genetics, t. 3.
- AHLGREN, G. 1923. Avitaminose und Gewebeatmung. Skand. Arch. Physiol., t. 44, p. 185.
- ALLEN, C. E. 1917. A chromosome difference correlated with sex differences in *Sphaerocarpus*. Science N. S., t. 46, p. 466.
- ALLEN, C. E. 1919. The basis of sex inheritance in *Sphaerocarpus*. Proc. of the Am. Phil. Soc., t. 58, p. 289.
- ALPATOV, W. W. 1930. Experimental studies on the duration of life. XIII. The influence of different feeding during the larval and imaginal stages on the duration of the life of the imago of *Drosophila melanogaster*. Amer. nat., t. 64, p. 37.
- ALPATOV, W. W. and PEARL, R. 1929. Experimental studies on the duration of life. XII. Influence of temperature during the larval period and adult life on the duration of the life of the imago of *Drosophila melanogaster*. Amer. nat., t. 63, p. 37.
- ALSTERBERG, G. und HAKANSSON, A. 1926. Über MANÖILOFFS Reaktionen und die Möglichkeit mit Hilfe dieser das Geschlecht zu bestimmen. Biochem. Zeitschr., t. 176, p. 251.
- AMAR, J. 1924. Coagulation et structure de l'œuf. C. R. Ac. sc., t. 178, p. 803.
- AMAR, J. 1925a. Les étapes de la coagulation vitale. C. R. Ac. sc., t. 180, p. 465.
- AMAR, J. 1925b. Hydratation cellulaire et vitabilité. C. R. Ac. sc., t. 180, p. 1608.
- AMAR, J. 1927. Organisation et Hygiène sociales. Paris, Dunod, 1927.
- AMAR, J. 1929. Sexe et nutrition. C. R. Ac. sc., t. 188, p. 935.
- ANCEL, P. 1902. Sur le déterminisme cytosexuel des gamètes. Arch. zool. exp. et gén. Notes et Revues, p. 58, 3<sup>e</sup> série IX—X.
- ANCEL, P. 1903. Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia*. Arch. de Biol., t. 29, p. 390.
- ANDERSON, R. J. and KULP, W. L. 1922. A study of the metabolism and respiratory exchange in poultry during vitamine starvation and polyneuritis. Journ. of biol. chem., t. 52, p. 69.
- ANDRÉ, E. 1927. Relations entre le développement du foie et celui des glandes sexuelles chez quelques Poissons cartilagineux. C. R. Ac. sc., t. 184, p. 901.
- ARON, M. 1924. Recherches morphologiques et expérimentales sur le déterminisme des caractères sexuels mâles chez les Urodèles. Arch. de Biol., t. 34.
- ARON, M. 1929. Action de la préhypophyse sur la thyroïde chez le Cobaye. C. R. Soc. Biol., t. 102, p. 682.

- ASADA, K. 1923a. Über den Gaswechsel avitaminöser Ratten im nüchternen Zustande, während der Verdauung und nach Adrenalininjektionen. *Bioch. Zeitschr.*, t. 143, p. 200.
- ASADA, K. 1923b. Der Fettstoffwechsel bei der Avitaminose. II. Mitteilung. Der Gehalt des Blutes bei normalen, hungernden, avitaminösen und phosphorvergifteten Ratten an Gesamtfett, Neutralfett, Cholesterin und Cholesterinester. *Bioch. Zeitschr.*, t. 142, p. 44.
- ATHIAS, M. 1929. Les effets de la castration chez le Dindon. *C. R. Soc. Biol.*, t. 100, p. 513.
- AUB, J. C. et DU BOIS, E. F. 1917. Clinical calorimetry. XIX. The basal metabolism of old men. *Arch. int. med.*, t. 19, p. 823.
- AUBEL, E., AUBERTIN, E. et MAURIAC, P. 1928. Sur le potentiel d'oxydo-réduction des cellules de Mammifères. *C. R. Soc. Biol.*, t. 98, p. 589.
- AUBEL, E. et GENEVOIS, L. 1926. Recherches sur la réduction de la thionine par diverses substances organiques à l'abri de l'air et de la lumière. *C. R. Ac. sc.*, t. 183, p. 95.
- AUBEL, E. et GENEVOIS, L. 1928. Les oxydo-réductions. *Rev. génér. de Botanique*, t. 40.
- AUBEL, E., GENEVOIS, L. et WURMSER, R. 1927a. Sur le potentiel apparent des solutions de sucres réducteurs. *C. R. Ac. sc.*, t. 184, p. 407.
- AUBEL, E., GENEVOIS, L. et WURMSER, R. 1927b. Sur le potentiel d'oxydo-réduction de la Levure, du *Bacterium coli* et des milieux où croissent ces organismes. *C. R. Ac. sc.*, t. 184, p. 1676.
- AUBEL, E. et LÉVY, R. 1929. Le potentiel d'oxydo-réduction dans les larves de mouche *Phormia regina*. *C. R. Soc. Biol.*, t. 101, p. 1019.
- AUBEL, E. et LÉVY, R. 1930. Le potentiel limite d'oxydo-réduction dans les chenilles de *Galleria mellonella*. *C. R. Soc. Biol.*, t. 104, p. 862.
- AUSTIN, M. L. 1927. Studies on *Uroleptus mobilis*. I. An attempt to prolong the life cycle. II. The conditions necessary for conjugation. *Journ. of exp. Zool.*, t. 49, p. 149.
- AVEL, M. 1927. Caractères sexuels secondaires et glandes génitales chez les Lombriciens. *C. R. Soc. Biol.*, t. 96, p. 1143.
- AVEL, M. 1928a. Nutrition et sexualité chez les Lombriciens. *C. R. Ac. sc.*, t. 186, p. 1761.
- AVEL, M. 1928b. La castration chez les Lombriciens n'empêche pas l'évolution des caractères sexuels secondaires anatomiques et physiologiques. *C. R. Ac. sc.*, t. 187, p. 67.
- AVEL, M. 1929. Recherches expérimentales sur les caractères sexuels somatiques des Lombriciens. Thèses sciences. Paris.
- BAINIER. 1884. Nouvelles observations sur les Zygosporées des Mucorinées. *Ann. sc. nat. Bot.*, série 6, t. 19, p. 200.
- BAKER, J. R. 1928. A new type of Mammalian intersexuality. *Brit. Journ. exp. Biol.*, t. 5, p. 56.

- BAKER, L. E. et CARREL, E. 1925. C. R. Soc. Biol., t. 93, p. 79.
- BALTZER, F. 1914. Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei *Bonellia*. Mitteil. zool. Stat. Neapel, t. 22.
- BALTZER, F. 1924. Über die Giftwirkung weiblicher *Bonellia*-Gewebe auf das *Bonellia*-Männchen und andere Organismen und ihre Beziehung zur Bestimmung des Geschlechts der Bonellienlarve. Mitteil. naturw. Ges. Bern, 1924.
- BALTZER, F. 1926. Über die Vermännlichung indifferenter *Bonellia*-Larven durch *Bonellia*-Extrakte. Revue suisse Zoologie, t. 33.
- BALTZER, F. 1928. Über metagame Geschlechtsbestimmung und ihre Beziehung zu einigen Problemen der Entwicklungsmechanik und Vererbung. (Auf Grund von Versuchen an *Bonellia*.) Verhandl. der Deutsch. Zool. Gesellschaft, t. 32, p. 274.
- BANTA, A. M. 1916. Sex intergrades in a species of Crustacea. Proc. nat. Ac. sc., t. 2, p. 578.
- BANTA, A. M. 1918. Sex and sex intergrades in *Cladocera*. Proc. nat. Ac. sc., t. 4, p. 373.
- BANTA, A. M. 1925. The relation between previous sexual reproduction and the production of male offspring in *Moina macrocopa*. Amer. nat., t. 59, p. 50.
- BANTA, A. M. and BROWN, L. A. 1914. One hundred parthenogenetic generations of *Daphnia* without sexual forms. Proc. soc. exp. Biol. and. med., t. 11, p. 180.
- BANTA, A. M. and SATINA, S. 1925. A biochemical reaction associated with sex in *Cladocera*. Proceed. of the Society for exper. Biol. and Med., t. 22, p. 466.
- BARRAL, E. 1927. Réduction de l'acide picrique par les Végétaux. C. R. Soc. Biol., t. 97, p. 753.
- BARTA, E. 1926. Les cellules géantes dans les cultures de tissus en rapport avec l'oxydation cellulaire et la formation de graisse intracellulaire. C. R. Soc. Biol., t. 94, p. 1182.
- DE BARY und WORONIN. 1886. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze.
- BEAUDOIN, M. 1920. D'une mesure anatomique qui permet le diagnostic du sexe d'un crane humain: l'indice condylien. C. R. Ac. sc., t. 170, p. 954.
- BEAUMONT, J. DE. 1926. Masculinisation chez le Triton. C. R. Soc. Phys et Hist. nat. Genève, t. 43.
- BEAUMONT, J. DE. 1928. Modification de l'appareil uro-génital du *Triton cristatus* femelle après greffe de testicules. C. R. Soc. Biod., t. 98.
- BEAUMONT, J. DE. 1929. Les caractères sexuels du *Triton* et leur déterminisme; masculinisation et féminisation. Thèses Faculté sciences Genève, N° 846 et Arch. Biolog., t. 39, p. 177.

- BEAUVIERE, J. 1928. Quelques aspects de la dégénérescence des plastes, applications au parasitisme. *Rev. gén. Botanique*, t. 40, p. 206 et p. 264.
- BEAUVIERE, J. et CORNET, P. 1930. Étude de la résistance des chloroplastes et de la chlorophylle dans un cas de parasitisme; *Coryneum Beijerinckii*, *C. R. Soc. Biol.*, t. 103, p. 251.
- BEERS, C. D. 1929. On the possibility of indefinite reproduction in the Ciliate *Didinium* without conjugation or endomixis. *Amer. nat.*, t. 63, p. 125.
- BÈLAÏ, K. 1924. Untersuchungen an *Actinophrys sol* EHRENBERG. II. Beiträge zur Physiologie des Formwechsels. *Arch. f. Protist.*, t. 48, p. 371.
- BENEDICT, F. G. 1929. Dernières recherches du Nutrition Laboratory sur le métabolisme chez l'homme et les animaux. Techniques employées, données et conclusions. *Bull. soc. Hygiène alim.*, t. 17, p. 321.
- BENEDICT, F. G., HENDRY, M. F. and BAUER, M. L. 1921. The basal metabolism of girls 12 to 17 years of age. *Proceed. Nat. Ac. sc. U. S. A.*, t. 7, p. 10.
- BENEDICT, F. G. and EMMES, L. 1915. A comparison of the basal metabolism of normal men and women. *Journ. of biol. chem.*, t. 20, p. 253.
- BENEDICT, F. G. and TALBOT, F. B. 1914. The gaseous metabolism of infants with special reference to its relation to pulse rate and muscular activity. *Carnegie Instit. Publ.* N° 201. Washington.
- BENEDICT, F. G. and TALBOT, F. B. 1915. The physiology of the newborn infant, character and amount of the metabolism. *Carnegie Instit. Publ.*, N° 233. Washington.
- BENEDICT, F. G. and TALBOT, F. B. 1921. Metabolism and growth from birth to puberty. *Carnegie Instit. Publ.*, N° 302. Washington.
- BENOIT, J. 1923a. Transformation expérimentale du sexe par ovariectomie précoce chez la Poule domestique. *C. R. Ac. sc.*, t. 177, p. 1074.
- BENOIT, J. 1923b. Sur la structure histologique d'un organe de nature testiculaire développé spontanément chez une Poule ovariectomisée. *C. R. Ac. sc.*, t. 177, p. 1243.
- BENOIT, J. 1924. Sur un nouveau cas d'inversion sexuelle expérimentale chez la Poule domestique. *C. R. Ac. sc.*, t. 178, p. 1640.
- BENOIT, J. 1926. Différenciations spontanées et provoquées dans les glandes génitales chez les Gallinacées. *C. R. Ac. sc.*, t. 182, p. 1571.
- BENOIT, J. 1927. Croissance et différenciation en un testicule de l'ovaire rudimentaire droit de la poule domestique, consécutives à l'ablation de l'ovaire gauche. Facteurs susceptibles d'inhiber cette croissance. *C. R. Soc. Biol.*, t. 96, p. 628.
- BENOIT, J. 1928. L'hypermasculinisation chez le coq. Nouvel argument en faveur d'une théorie de l'action quantitative de l'hormone sexuelle. *C. R. Soc. Biol.*, t. 98, p. 538.

- BERNARD, C. 1855. Leçons de physiologie expérimentale. Paris.
- BERNARD, C. 1859. Leçons sur les propriétés physiologiques et les altérations pathologiques des liquides de l'organisme. Paris.
- BERNATZKI, L. 1924. Spezifische Reaktion auf Geschlechtskennzeichen pflanzlicher und tierischer Gewebe. Mitteil. des landwirt. Inst. Kamenetz-Podolskyi. (1924.)
- BERTRAND, G. et VLADESCO, R. 1921. Intervention probable du zinc dans les phénomènes de la fécondation chez les animaux vertébrés. C. R. Ac. sc., t. 173, p. 176.
- BEZSSONOFF. 1920. Sur l'obtention de la sexualité chez les Champignons et sur la structure typique du plasma sexuel. C. R. Ac. sc., t. 170, p. 288.
- BIALASZEWICZ, K. 1929. Recherches sur la répartition des électrolytes dans le protoplasma des cellules ovulaires. Protoplasma, t. 6, p. 1.
- BICKEL, A. 1924. Das Wesen der Avitaminose nach experimentellen Untersuchungen über die Abmagerung, Form dieser Krankheit. Bioch. Zeitschr., t. 146, p. 473.
- BICKEL, A. 1925. Weitere Untersuchungen über den Stoffwechsel bei der Avitaminose. Bioch. Zeitschr., t. 166, p. 251.
- BIERENS DE HAAN, J. A. 1922. Die Körpertemperatur junger Wanderratten (*Mus decumanus*) und ihre Beeinflussung durch die Temperatur der Außenwelt. Arch. f. Entwickl. mech., t. 50, p. 1.
- BLACHER, L. J. 1926. On the influence of sexual hormones upon the number of erythrocytes and percentage quantity of hemoglobine by fowl. Biol. gen., t. 2, p. 435.
- BLAKESLEE, A. F. 1905. Sexual reproduction in the Mucorineae. Proc. amer. Ac. of arts and sc., t. 5, p. 4.
- BLAKESLEE, A. F. 1907. Heterothallism in bread mould *Rhizopus nigricans*. Bot. Gaz., t. 43, p. 415.
- BLAKESLEE, A. F. 1920. Sexuality in Mucors. Science, t. 51, p. 375.
- BLAKESLEE, A. F. and CARTLEDGE, J. L. 1927. Sexual dimorphism in Mucorale. Interspecific reactions. Bot. Gaz., t. 84, p. 51.
- BLAKESLEE, A. F., CARTLEDGE, J. L., WELCH, D. S. and BERGUER, A. D. 1927. Sexual dimorphism in Mucorale. Intraspecific reactions. Bot. Gaz., t. 84, p. 27.
- BLARINGHEM, L. 1906a. Production d'une espèce nouvelle de Maïs par traumatisme. C. R. Ac. sc., t. 143, p. 245.
- BLARINGHEM, L. 1906b. Production par traumatisme et fixation d'une variété nouvelle de Maïs, le *Zea mays* var. *pseudo androgyna*. C. R. Ac. sc., t. 143, p. 1252.
- BLARINGHEM, L. 1922. Sur l'hérédité du sexe chez la Lychnide dioïque (*Lychnis vespertina* SIBTHORP). C. R. Ac. sc., t. 174, p. 1429.
- BLISS, C. T. 1926. Temperature Characteristics for prepupal development in *Drosophila melanogaster*. Journ. gen. Physiol., t. 9, p. 467.



- BLUM, L. 1923. Modifications des végétaux soumis à la culture en serre. C. R. Ac. sc., t. 176, p. 1085.
- BORDAGE, E. 1898. Variation sexuelle consécutive à une mutilation chez le *Papaver* commun. C. R. Soc. Biol. (10<sup>e</sup> série, 5), p. 708.
- BORDAGE, E. 1898. Variation de la sexualité chez les Végétaux. Rev. scientif., t. 10, p. 151.
- BOVERI. 1910. Die Potenzen der *Ascaris*-Blastomeren. Festschr. R. HERTWIG, 1910.
- BOVERI. 1911. Über das Verhalten des Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Verhandl. Phys. med. Ges. Würzburg.
- BOWEN, R. 1922a. On the formation of the sperm in Lepidoptera. Quart. Journ. of mic. sc., t. 66.
- BOWEN, R. 1922b. Studies on Insect spermatogenesis II. Journal of Morphology, t. 37.
- BRADDON, W. L. and COOPER, E. A. 1914. The influence of metabolic factors in beriberi. Part I. The effect of increasing the carbohydrate ration on the development of polyneuritis in birds fed on polished rice. Journ. Hyg., t. 14, p. 331.
- BRADFIELD, H. S. 1927. The determination of the surface area of women and its use in expressing basal metabolic rate. Amer. Journ. Physiol., t. 82, p. 570.
- BREDEMANN, G. 1927. Beiträge zur Hanfzüchtung. III. Weitere Versuche über Züchtung auf Fasergehalt. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung, t. 12, p. 259.
- BREFELD. 1872. Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze.
- BRESLAUER. 1912. A propos du dimorphisme sexuel des Mucorinées. Bull. soc. Bot. Genève, t. 4, p. 228.
- BRIDGES, C. B. 1921. Triploid intersexes in *Drosophila melanogaster*. Science, t. 59, p. 252.
- BRIDGES, C. B. 1922. The origin of variations in sexual and sex-limited Characters. Amer. nat., t. 56.
- BROWN-SÉQUARD. 1889. Des effets produits chez l'homme par des injections sous cutanées d'un liquide retiré des testicules frais du cobaye et du chien. C. R. Ac. sc., t. 41, p. 415 et p. 420.
- BROWN-SÉQUARD et d'ARSONVAL. 1891. Recherches sur les extraits liquides retirés des glandes et d'autres parties de l'organisme et sur leur emploi en injections sous cutanées, comme méthode thérapeutique. Arch. de physiol. 1891, 5<sup>e</sup> série III, p. 491.
- BRUNET, D. et ROLLAND, C. 1911. Influence du sexe et de la castration sur la quantité de lipoides de la bile des Bovidés. C. R. Ac. sc., 17 Juillet 1911.
- BULLIARD, H. et CHAMPY, C. 1927. Sur la relation entre l'hormone et le variant sexuel chez le Coq. C. R. Soc. Biol., t. 97, p. 531.
- BURGEFF, H. 1924. Untersuchungen über Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen. Bot. Abhandl., t. 4, p. 1.

- BURGEFF, H. und SEYBOLD, A. 1927. Zur Frage der biochemischen Unterscheidung der Geschlechter. *Zeitschr. f. Botanik*, t. 19, p. 497.
- BURNS, R. K. Jr. 1925. The sex of parabiotic twins in Amphibians. *Journ. exp. Zool.*, t. 42, p. 31.
- BURNS, R. K. JR. 1927. Some results of the transplantation of larval gonads in Urodele Amphibians *Anat. Rec.*, t. 37, p. 163.
- BUSQUET, H. 1928. La masculinisation des Chapons par le serum de Taureau considérée au point de vue de la loi des seuils différentiels et de la loi du «tout ou rien». *C. R. Soc. Biol.*, t. 99, p. 1855.
- CAHANE, M. 1930. Variations du glycogène hépatique chez les animaux chatrés. *C. R. Soc. Biol.*, t. 104, p. 447.
- CALISTO, J. 1926. Sur la réaction de MANOÏLOFF sur le Cobaye. *C. R. Soc. Biol.*, t. 94, p. 904.
- CALKINS, G. N. 1902. The six hundred and twentieth generation of *Paramecium caudatum*. *Biol. Bull.*, t. 3.
- CAMESCASSE, J. 1923. Activation de l'assimilation par le manganèse. *Archiv. d. medecine des enfants*, N° 7, Juillet 1923, p. 406.
- CARIDROIT et PÉZARD. 1925. Poussée testiculaire autonome à l'intérieur des greffons ovariens autoplastiques chez la Poule domestique. *C. R. Ac. sc.*, t. 180, p. 2067.
- CASTLE, W. E. 1926. The explanation of hybrid vigor. *Proceed. Nat. Ac. sc.*, t. 12, p. 16.
- CASTLE, W. E. 1927. The life history of *Planaria velata*. *Biol. Bull.*, t. 53, p. 139.
- CAULLERY, M. 1913. Les problèmes de la sexualité. Paris 1913 (Flammarion).
- CAULLERY, M. et Mlle COMAS, M. 1928. Le déterminisme du sexe chez un Nématode (*Paramermis contorta*) parasite des larves de Chironomes. *C. R. Ac. sc.*, t. 186, p. 646.
- CAULLERY, M. et MESNIL, F. 1898. Les formes épitoques et l'évolution des Cirratulien. *Ann. univers. de Lyon*, t. 39, p. 190.
- CEPÈDE, C. 1910. Recherches sur les Infusoires astomes. Anatomie, Biologie, Ethologie parasitaire, systématique. *Arch. zool. exp. et gén.*, t. 43, p. 341.
- CHAHOVITCH, X. 1926. Le quotient métabolique dans l'avitaminose B. *C. R. Soc. Biol.*, t. 94, p. 226.
- CHAHOVITCH, X. et VICHNJITCH. 1928. Action de la castration sur le métabolisme énergétique (métabolisme de base et métabolisme de sommet). *C. R. Soc. Biol.*, t. 98, p. 1153.
- CHAMPY, CH. 1921. Changement expérimental du sexe chez le *Triton alpestris*. *C. R. Ac. sc.*, t. 172, p. 1204.
- CHAMPY, CH. 1924. Sexualité et hormones. Paris, Doin.
- CHAMPY, CH. et KRITCH, N. 1925. Analogie de l'action hormonique des glandes génitales mâles et femelles sur la crête des Gallinaées. *C. R. Ac. sc.*, t. 180, p. 957.

- CHATTON, E. et M<sup>me</sup> CHATTON, M. 1923a. La sexualité provoquée expérimentalement chez un infusoire *Glaucoma scintillans*. Prédominance des conditions de milieu dans son déterminisme. C. R. Ac. sc., t. 176, p. 1091.
- CHATTON, E. et M<sup>me</sup> CHATTON, M. 1923b. L'influence des facteurs bactériens sur la nutrition, la multiplication et la sexualité des Infusoires. C. R. Ac. sc., t. 176, p. 1262.
- CHATTON, E. et M<sup>me</sup> CHATTON, M. 1925a. L'action des facteurs externes sur les Infusoires. La conjugaison du *Glaucoma scintillans* déterminée par une modification de la proportion des constituants d'un milieu chimiquement défini. C. R. Ac. sc., t. 180, p. 1137.
- CHATTON, E. et M<sup>me</sup> CHATTON, M. 1925b. L'action des facteurs externes sur la sexualité des Infusoires. Bactéries zygogènes et azygogènes zygoose bactérienne et zygoose saline. C. R. Soc. Biol., t. 93, p. 675.
- CHATTON, E. et M<sup>me</sup> CHATTON, M. 1927. Sur les conditions nécessaires pour déterminer expérimentalement la conjugaison de l'Infusoire *Glaucoma scintillans*. C. R. Ac. sc., t. 185, p. 400.
- CHATTON, E. et M<sup>me</sup> CHATTON, M. 1929a. Les conditions de la conjugaison du *Glaucoma scintillans* en cultures léthobactériennes. Action directe et spécifique de certains agents zygogènes. C. R. Ac. sc., t. 188, p. 1315.
- CHATTON, E. et M<sup>me</sup> CHATTON, M. 1929b. L'état de jeûne condition nécessaire mais non suffisante de la conjugaison expérimentale de l'Infusoire *Glaucoma scintillans*. C. R. Ac. sc., t. 189, p. 59.
- CHAUDHURI, A. C. 1927. A study of arginase content in the fowl with special reference to sex. Brit. Journ. exp. Biol., t. 5, p. 97.
- CHAUDHURI, A. C. 1928. The effect of the injection of alcohol into the male mouse upon the secondary sex ratio among the offspring. Brit. Journ. exp. Biol., t. 5, p. 185.
- CHILD, C. M. 1913. Studies on the dynamics of morphogenesis and inheritance in experimental reproduction. V. The relation between resistance to depressing agents and rate of metabolism in *Planaria dorotocephala* and its value as a method of investigation. Journ. of. exp. Zool., t. 14, p. 153.
- CHILD, C. M. and HYMAN, L. H. 1919. The axial gradients in Hydrozoa. I. Hydra. Biol. Bull., t. 36, p. 183.
- CHODAT, R. et SCHOPFER, W. H. 1927. Carotène et sexualité. C. R. Soc. phys. et hist. nat. Genève, t. 44, p. 176.
- CHRISTIE, J. R. 1929. Some observations on sex in the Mermithidae. Journ. of exp. Zool., t. 53, p. 59.
- CIACCIO, C. et JEMMA, G. 1921. Contributo allo studio delle alimentazione incomplete. Ricerche analitiche riguardanti il comportamento dello sostanze grasse del sangue di animali solportati ad alimentazione incomplete e di animali digiuni. Annali di Clinica medica, t. 11, p. 260.

- CLARK, M. 1925. Studies on oxydation-reduction. Public Health Reports, Washington.
- COBB, N. A., STEINER, G. and CHRISTIE, J. R., 1923. *Agamermis decaudata* a Nema parasite of grasshoppers and other insects. Journ. agr. Research, t. 23, p. 921.
- COBB, N. A., STEINER, G. and CHRISTIE, J. R. 1925. The nemic parasites of grasshoppers. Off. Rec. U. S. Dep. agr., t. 4, p. 5.
- COBB, N. A., STEINER, G. and CHRISTIE, J. R. 1927. When and how does sex arise? Off. Rec. U. S. Dep. Agr., t. 6, p. 6.
- COLLAZO, J. A. und BOSCH, G. 1923. Über den Fettgehalt des Blutes bei der Avitaminose. Bioch. Zeitschr., t. 141, p. 370.
- COLLAZO, J. A. et MUNILLA, A. 1928. Sur la pathogénie de l'avitaminose B chez le chien: la lipurie. C. R. Soc. Biol., t. 99, p. 1448.
- COLLIN, B. 1912. Étude monographique sur les Acinétiens. II. Morphologie, Physiologie, Systématique. Arch. zool. exp. et gén., t. 51, p. 1.
- CORDIER, V. 1923. Métabolisme basal des tuberculeux incipients. Sa valeur dans le pronostic des poussées évolutives et le dépistage des hyperthyroïdies frustres et aggravantes. C. R. Soc. Biol., t. 88, p. 782.
- CORINALDESI, F. 1927. Innesti nell'allantoide di abbozzi di gonadi di embrioni di Pollo. Ricerche sulla determinazione del sesso e sulla differenziazione sessuale. Arch. f. exp. Zellforsch., 1927, p. 360.
- CORRENS, C. 1907. Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. Borntraeger, Berlin.
- CORRENS, C. 1925. Untersuchungen über polygame Blütenpflanzen. I. *Silene Roemerii*. Sitz d. Preuß. Akad. d. Wissensch., p. 227.
- CORRENS, C. 1927. Der Unterschied in der Keimungsgeschwindigkeit der Männchensamen und Weibchensamen bei *Melandrium*. Hereditas, t. 9, p. 33.
- CORRENS, C. 1928. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. Borntraeger, Berlin. Handbuch der Vererbungswissenschaft.
- COTTE, J. 1928. La sporogynie symptôme de dégénérescence de l'espèce humaine. C. R. Soc. Biol., t. 99, p. 1804.
- COURRIER, R. 1921. Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Arthropodes. C. R. Ac. sc., t. 173, p. 668.
- COURRIER, R. 1922. Sur l'indépendance de la glande séminale et des caractères sexuels secondaires chez les Poissons. Étude expérimentale. C. R. Ac. sc., t. 174, p. 70.
- COURRIER, R., KEHL, R. et RAYNAUD, R. 1929. Action des extraits hypophysaire et folliculaire chez la guenon impubère. C. R. Soc. Biol., t. 101, p. 1093.
- COURTOIS, A. 1930a. Sur les variations du phosphore au cours de la nymphe de quelques Lépidoptères. C. R. Ac. sc., t. 190, p. 1078.

- COURTOIS, A. 1930b. Sur la teneur élevée de l'azote non protéique chez les Insectes. C. R. Ac. sc., t. 190, p. 1237.
- C'OUSIN, G. 1929. Sur les conditions indispensables à la nutrition et à la ponte de *Lucilia sericata*. C. R. Soc. Biol., t. 100, p. 570.
- CREW, F. A. E. 1923. Studies in Intersexuality. Part II. Sex-Reversal in the Fowl. Proceed. of the Roy. soc. B., t. 95, p. 256.
- CREW, F. A. E. 1926. Blood reaction and sex. Nature, t. 118, p. 85.
- CROZIER, W. J. 1920. Sex correlated coloration in *Chiton tuberculatus*. Amer. nat., t. 54, p. 84.
- CUÉNOT, L. 1899. Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. sc. France et Belgique, t. 32, p. 462.
- CUÉNOT, L. 1921. La genèse des espèces animales 2<sup>e</sup> ed. Alcan, Paris.
- CUNNINGHAM. 1900. Sexual dimorphism in the animal Kingdom. Londres.
- CZAJA, TH. 1921. Über Befruchtung, Bastardierung und Geschlechtertrennung bei Prothallien homosporer Farne. Zeitschr. f. Botanik, t. 13, p. 545.
- DAHLGREN, K. V. O. 1926. Nagra försök med. MANOÏLOV'S Könnsreaktion. Bot. Notiser, 1926, p. 341.
- DANIEL, L. 1928. Influence de la greffe sur les corrélations reproductrices. C. R. Ac. sc., t. 187, p. 905.
- DANTAN, J. L. 1912. Le fonctionnement de la glande génitale chez l'*Ostrea edulis* et la *Gryphea angulata*. La protection des bancs naturels. C. R. Ac. sc., t. 155, p. 324.
- DAUTREBANDE, L. 1923. La physiologie pathologique de la respiration dans la tuberculose pulmonaire. Le Scalpel, t. 86, p. 225.
- DAVENPORT, H. 1912. Der Hermaphroditismus bei Fröschen. Arch. mikr. Anat., t. 79.
- DAVEY, A. J. and GIBSON, C. M. 1917. Note on the distribution of sexes in *Myrica gale*. New. Phytol., t. 16, p. 147.
- DEHORNE, A. 1927. Le cycle reproducteur de *Dodecacria concharam* au Portel. C. R. Ac. sc., t. 184, p. 547.
- DELLA-VALLE, P. 1912. La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico. Arch. zool. italiano, t. 6, p. 37.
- DEUEL, H. J. and WEISS, R. 1924. The basal metabolism in vitamin B deficiency. Proc. Soc. exp. Biol. and Med., t. 21, p. 406.
- DEWITZ, J. 1908. Die wasserstoffsperoxydzersetzende Fähigkeit der männlichen und weiblichen Schmetterlingspuppen. Zentralbl. f. Physiol., t. 22, p. 145.
- DEWITZ, J. 1912. Untersuchungen über die Geschlechtsunterschiede. II. Untersuchungen mit der Blutflüssigkeit (Hämolymphe) der Insekten. Zentralbl. f. Physiol., t. 26, p. 215.
- DEWITZ, J. 1916. Äußere Merkmale der Geschlechter bei Insektenlarven. Zool. Anzeiger, t. 47, p. 124.



- DOBELL, C. 1911. The principles of Protistology. Arch. f. Protistenk., t. 23, p. 260.
- DOBELL, C. 1924. The chromosome cycle of the Sporozoa considered in relation to the chromosome theory of heredity. La cellule, t. 35, p. 169.
- DOBELL, C. 1925. The life history and chromosome cycle of *Aggregata eberthi* (Protozoa: sporozoa: coccidia). Parasitology, t. 17, p. 1.
- DOBELL, C. and JAMESON, A. P. 1915. The chromosome cycle in Coccidia and Gregarines. Proc. Roy. Soc. B., t. 89, p. 83.
- DOMM, L. V. 1927. New experiments on ovariectomy and the problem of sex inversion in the fowl. Journ. of exp. Zool., t. 48, p. 31.
- DONCASTER, L. 1914a. The physiology of sex Determination. Rep. of the british Ass. for the Advanc. of science. 83<sup>th</sup> meet. Birmingham.
- DONCASTER, L. 1914b. The determination of sex. Univ. Press. Cambridge.
- DRAGANESCO, St. et DRAGENESCO, A. L. 1925. Quelques recherches sur les ferments des tissus chez le Pigeon normal et en avitaminose. C. R. Soc. Biol., t. 92, p. 1470.
- DRAGOIU, J. et FAURÉ-FREMIET, E. 1920. Sur une anomalie du développement de l'ovaire chez l'*Ascaris megalocephala*. C. R. Soc. Biol., t. 83, p. 123.
- DREYER, G. 1920. The normal basal metabolism in man and its relation to the size of body and age, expressed in single formulae. Lancet, t. 199, p. 289.
- DRUMMOND, J. C. 1918. A study of the water soluble accessory growth promoting substance. II. Its influence upon the nutrition and nitrogen metabolism of the Rat. Bioch. Journ., t. 12, p. 25.
- DRUMMOND, J. C. 1926. Les points de vue récents sur le problème des vitamines. Rev. gén. sc. pures et app., t. 37, p. 262.
- DRUMMOND, J. C. and MARRIAN, G. F. 1926. The physiological role of vitamin B. Part. I. The relation of vitamin B to tissue oxidations. Bioch. Journ., t. 20, p. 1229.
- DU BOIS, A. M. 1927. Les corrélations physiologiques entre les glandes génitales et les corps jaunes chez les Batraciens. Rev. suisse Zool., t. 34, p. 499.
- DU BOIS, A. M. et DE BEAUMONT, J. 1927. Intersexualité phénotypique dans la gonade mâle du Triton. C. R. Soc. Biol., t. 97, p. 1323.
- DUFRENOY. 1926. Mycécécidies observées dans la vallée de Barèges. Rev. de pathol. vég. et d'entom. agr., t. 13, p. 5.
- DULZETTO, F. 1928. L'azione degli estratti tiroidei sul rapporto sessuale dei nati nel Ratto albino (*Epimys Norvegicus*). Arch. di Biol., t. 38, p. 355.
- DUTCHER, R. A. and WILKINS, S. D. 1921. Vitamine studies. VII. The influence of fresh alfalfa upon the weight of testes in single comb white leghorn cockerels. The Amer. Journ. of Physiol., t. 57, p. 437.

- EGOROW, M. A. 1923. La réaction de MANOÏLOFF sur le sang humain (en Russe). Wratsch. gaseta, N° 4, p. 516.
- EIDMANN, H. 1922. Die Einwirkung der Überreife auf Eier von *Rana temporaria*. Biol. Zentralbl., t. 42, p. 97.
- EINAR, S. R. 1923. Le nombre des globules rouges chez les sujets normaux et leurs variations dans les diverses conditions physiologiques. Ac. med. scand., t. 57, p. 142.
- EDLBACHER, S. und RÜTHLER, H. 1925. Beiträge zur Kenntnis der Arginase. III. Mitteilung. Argininsatz und Sexualität. Zeitschr. f. Physiol. Chem., t. 148, p. 273.
- EMELJANOFF, N. 1924. Intersexualität bei *Lymantria dispar* L. unter Einwirkung der Temperatur. Biol. Zentralbl., t. 44, p. 106.
- ENRIQUES, P. 1908. Die Konjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. Arch. d. Protist., t. 9, p. 195.
- ENRIQUES, P. 1909. La conjugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. III. Azione dei sali sulle epidemie di conjugazioni nel *Cryptochilum nigricans*. Mem. R. Acc. sc. Bologna, t. 6, p. 464.
- ENRIQUES, P. 1910. La conjugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. IV. Trattazione critica delle più importanti questioni. Mem. R. Acc. sc. Bologna, t. 7, p. 161.
- ENRIQUES, P. 1924. Lo riproduzione nei Protozoi. Allevamenti e probleme generale. Milan. 1924.
- ENRIQUES, P. 1928. Si può riconoscere il sesso nelle uova di Gallina? Archiv di sc. Biol. 1928, p. 421.
- ESSENBERG, J. M. 1923. Sexual differentiation in the viviparous teleost, *Xiphophorus helleri*. Biol. Bull., t. 45, p. 46.
- EVANS, H. M. L. 1928. La vitamine liposoluble E et la reproduction chez les Mammifères. Bull. Soc. sc. Hygiène alim., t. 16, p. 382, N° 8.
- EVANS, H. M. and BISHOP, K. S. 1922. On the existence of a hitherto unknown dietary factor essential for reproduction. Science, t. 56, p. 650.
- EVANS, H. M. and BISHOP, K. S. 1923. Existence of a hitherto unknown dietary factor essential for reproduction. Journ. amer. med. assoc., t. 81, p. 889.
- FAHRAEUS, R. 1918. Über die Ursachen der verminderten Suspensionsstabilität der Blutkörperchen während der Schwangerschaft. Bioch. Zeitschr., t. 89, p. 355.
- FALCK, 1902. Die Bedingungen und die Bedeutung der Zygotenbildung bei *Sporodina grandis*. COHNS Beiträge, t. 8, p. 213.
- FALK, K. G. and LORBERBLATT, A. 1927. A chemical study of the MANOÏLOW test for the differentiation of the sexes. Brit. Journ. exp. biol., t. 4, p. 305.
- FARKAS, K. 1903. Beiträge zur Energetik der Ontogenese. III. Über den Energieumsatz des Seidenspinners während der Entwicklung im Ei und während der Metamorphose. PFLÜGERS Archiv, t. 98, p. 490.

- FARMER, C. J. and REDENBAUGH, H. E. 1925. A study of heat production in pigeons on diet deficient in vitamin B. Amer. Journ. Physiol., t. 75, p. 27.
- FAURÉ-FREMIET, E. 1913. Le cycle germinatif chez l'*Ascaris megalocephala*. Arch. anat. mic., t. 15.
- FAURÉ-FREMIET, E. 1921. Constitution de l'œuf de *Sabellaria alveolata*. C. R. Ac. sc., t. 173, p. 1023.
- FAURÉ-FREMIET, E. 1924. L'œuf de *Sabellaria alveolata*. Arch. anat. mic., t. 20, p. 211.
- FAURÉ-FREMIET, E. et M<sup>lle</sup> GARRAULT, H. 1922a. Constitution de l'œuf de Truite (*Trutta fario*). C. R. Ac. sc., t. 174, p. 1375.
- FAURÉ-FREMIET, E. et M<sup>lle</sup> GARRAULT, H. 1922b. Constitution de l'œuf ovarien de Carpe (*Cyprinus carpio*). C. R. Ac. sc., t. 174, p. 1495.
- FAURÉ-FREMIET, E. et M<sup>lle</sup> DU VIVIER DE STREEL. 1921. Composition chimique de l'œuf et du têtard de *Rana temporaria*. C. R. Ac. sc., t. 173, p. 613.
- FERREIRA DE MIRA, fils. 1927. Effets de l'alimentation surrénalisée sur le développement de l'organisme et sur la fonction sexuelle. C. R. Soc. Biol., t. 97, p. 709.
- FERREIRA DE MIRA, fils. 1928. Le pouvoir réducteur des tissus du Cobaye tuberculeux. C. R. Soc. Biol., t. 98, p. 1611.
- FERREIRA DE MIRA, M. 1927. Sur la réaction de MANOÏLOFF. C. R. Soc. Biol., t. 97, p. 887.
- FERREIRA DE MIRA, M. 1928. Sur l'interprétation de la réaction de MANOÏLOFF. C. R. Soc. Biol., t. 98, p. 83.
- FIGDOR. 1911. Übergangsbildung von Pollen zu Fruchtblättern bei *Humulus japonicus* und deren Ursachen. Sitzungsber. Kaiserl. Ak. Wiss. Wien. math. nat., t. 120, p. 689.
- FINDLAY, G. M. 1921. An experimental study of avian beriberi. Journ. Path. Bact., t. 24, p. 175.
- FISCH, C. 1887. Über Zahlenverhältnisse des Geschlechts beim Hanf. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., t. 5.
- FUNK, C. and DOUGLAS, M. 1914. Studies on beriberi. VIII. The relationship of beriberi to glands of internal secretion. Journ. Physiol., t. 47, p. 457.
- GABRITSCHESKY, E. 1928. Expériences sur le déterminisme et la réversion des caractères polymorphes larvaires de *Miastor metroloas*. Bull. soc. ent. France, fev. 1928, p. 75.
- GALVIALO, M. J., WLADIMIROW, A. P., VINOGRADOV und OPPEL, W. 1926. Zur Frage nach dem Chemismus der MANOÏLOWSchen Reaktion und ihrer Spezifität. Bioch. Zeitschr., t. 176, p. 189.
- GARNER, W. W. and ALLARD, H. A. 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. Journ. of Agric. research., t. 18, p. 553.

- GARNER, W. W. and ALLARD, H. A. 1923. Further Studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night. Journ. of Agric. research., t. 23, p. 871.
- GAUTIER, C. et WOLF, R. 1928. Le métabolisme basal, ses applications en clinique. Paris. Doin.
- GAYDA, T. 1921a. Ricerche di calorimetria. Nota I. Il calorimetro differenziale. Arch. di Fisiol., t. 19, p. 1.
- GAYDA, T. 1921b. Ricerche di calorimetria. Nota II. La produzione di calore nello svolgimento ontogenico del *Bufo vulgaris*. Arch. di Fisiol., t. 19, p. 211.
- GEIGY, R. 1928. Castration de mouches par l'exposition de l'œuf aux rayons ultra violets. C. R. Soc. Biol., t. 98, p. 106.
- GEISER, S. W. 1924, 1925. The differential death rate of the sexes among animals. Wash. Univ. studies, t. 12, p. 73.
- GENEVOIS, L. 1926. Sur la théorie de la sexualité de M. CHARLES HENRY. Procès verbaux société Linéenne de Bordeaux (19 mai 1926).
- GETTLER, A. O. and BAKER, W. 1916. Chemical and physical analysis of blood in thirty normal cases. Journ. Biol. chem., t. 25, p. 211.
- GEYER, K. 1913. Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Insektenhämolymph und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung. Zeitschr. f. wiss. Zool., t. 105, p. 349.
- GIAJA, J. et MALES, B. 1926. Le métabolisme de sommet au cours de l'initiation. C. R. Soc. Biol., t. 94, p. 226.
- GIARD, A. 1886. De l'influence de certains parasites rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leur hôte. C. R. Ac. sc., t. 103, p. 84.
- GIARD, A. 1887a. La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les Crustacés décapodes. Bull. sc. France et Belgique, t. 18, p. 1.
- GIARD, A. 1887b. Sur les parasites Bopyriens et la castration parasitaire. C. R. Soc. Biol., t. 39, p. 371.
- GIARD, A. 1888a. Sur la castration parasitaire du *Lychnis dioica* par l'*Ustilago antherorum*. C. R. Ac. sc. 1888, t. 2, p. 757.
- GIARD, A. 1888b. La castration parasitaire, nouvelles recherches. Bull. sc. France et Belgique 1888, p. 12.
- GIARD, A. 1889a. Sur la transformation de *Pulicaria dysenterica* en une plante dioïque. Bull. sc. France et Belgique. 1889, p. 53.
- GIARD, A. 1889b. Sur la castration parasitaire du *Lychnis dioica* par l'*Ustilago antherarum*. Bull. sc. France et Belgique, t. 20, p. 81.
- GIARD, A. 1889c. Sur la castration parasitaire des *Typhlocyba* par une larve d'Hyménoptère (*Aphelopus melaleucus*) et par une larve de Diptère *Atelenevra spuria*. C. R. Ac. sc., t. 109, p. 708.
- GIARD, A. 1898. Les variations de la sexualité chez les Végétaux. C. R. Soc. Biol. (10<sup>e</sup> série 5), p. 730.

- GIARD, A. 1902. Sur le passage de l'hermaphrodisme à la séparation des sexes par castration parasitaire unilatérale. C. R. Ac. sc., 20. Janvier 1902.
- GIARD, A. 1904. Comment la castration agit-elle sur les caractères sexuels secondaires? C. R. Soc. Biol., t. 56, p. 4.
- GIARD, A. 1911. Œuvres diverses. I. Biologie Générale. Laboratoire d'évolution des Êtres organisés Paris.
- GICKLHORN, J. und UMRATH, K. 1928. Messung elektrischer Potentiale pflanzlicher Gewebe und einzelner Zellen. Protoplasma, t. 4, p. 228.
- GILL, R. 1927. Variations in amino-acid distribution in Herring protein with maturity. Dove Marine Laboratory Report 1927, p. 33.
- GILLOT, P. 1924. Remarques sur le déterminisme du sexe chez *Mercurialis annua*. C. R. Ac. sc., t. 178, p. 1995.
- GIROUD, A. 1928. Protoplasma et glutathion. C. R. Soc. Biol., t. 98, p. 376.
- GIROUD, A. et BULLIARD, H. Glutathion et Keratine. C. R. Soc. Biol., t. 98, p. 500.
- GLEY, E. 1897. Exposé des données expérimentales sur les corrélations fonctionnelles chez les animaux. L'Année Biologique. 1897, p. 313.
- GLEY, E. 1913. Rapport au XVII<sup>e</sup> Congrès internat. de médecine. Londres, Août 1913, p. 17.
- GLEY, E. 1914. Les sécrétions internes. Baillière, Paris.
- GLEY, E. 1921. Quatre leçons sur les sécrétions internes. Baillière, Paris.
- GLEY, E. 1928. Physiologie 7<sup>e</sup> édition. Baillière, Paris.
- GOEBEL, K. 1910. Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biol. Zentralbl., t. 30, p. 657.
- GOETSCH, W. 1927. Die Geschlechtsverhältnisse der Süßwasserhydroiden und ihre experimentelle Beeinflussung. Arch. f. Entwickl., t. 111, Festschr. f. H. DRIESCH, p. 173.
- GOLDSCHMIDT, R. 1917. Versuche zu Spermatogenese in vitro. Arch. f. Zellforsch., t. 14.
- GOLDSCHMIDT, R. 1920. Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Borntraeger, Berlin.
- GOLDSCHMIDT, R. 1922. Untersuchungen über Intersexualität. II. Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb., t. 29.
- GOLDSCHMIDT, R. 1927a. Die zygotischen sexuellen Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung. Ergebnisse der Biologie, t. 2.
- GOLDSCHMIDT, R. 1927b. Physiologische Theorie der Vererbung. Springer, Berlin.
- GOLDSCHMIDT, R. 1927c. Zygotische Geschlechtsbestimmung und Sexualhormone. Naturwissenschaften, 15<sup>e</sup> année, 30<sup>e</sup> cahier.
- GOLDSCHMIDT, R. 1927d. The quantitative theory of sex. Science, t. 65, p. 596.



- GOLDSCHMIDT, R. 1927c. Weitere morphologische Untersuchungen zum Intersexualitätsproblem. Zeitschr. f. Morphologie und Ökologie der Tiere, t. 8, p. 63.
- GOLDSCHMIDT, R. 1928a. Gen und Außencharakter. Supplement der Zeitschr. für indukt. Abst. u. Vererb. 1928, p. 223.
- GOLDSCHMIDT, R. 1928b. La théorie de la détermination du sexe. Scientia, mars 1928.
- GOLDSCHMIDT, R. und FISCHER, E. 1927. Erblicher Gynandromorphismus bei Schmetterlingen. Arch. f. Entwickl., t. 109, p. 1.
- GOLOWINSKAJA, X. 1927. Über die Nachkommenschaft eines durch Temperatureinwirkung erzielten Intersexen. Biol. Zentralbl., t. 47, p. 512.
- GORUP-BESANEZ. 1878. Einfluß des Geschlechts und Alters. Lehrbuch der physiologischen Chemie, 4<sup>e</sup> ed.
- GOSLINO, A. E. et FERRERO, M. J. 1928. Teneur en iode des glandes thyroïdes des Bovidés de l'Uruguay. C. R. Soc. Biol., t. 99, p. 1446.
- GOSTIMIROVIĆ, D. 1928. Zum heutigen Stand der MANOÏLOFFschen Geschlechtserkennungsreaktion. Biol. Zentralbl., t. 48, p. 193.
- GOTTA, H. 1923. Vitamine Bet glandes sexuelles. C. R. Soc. Biol., t. 88, p. 373.
- GOULD, H. N. 1917a. Studies on sex in the hermaphrodite Mollusk *Crepidula plana*. I. History of the sexual cycle. Journ. exp. Zool., t. 23, p. 1.
- GOULD, H. N. 1917b. Studies on sex in the hermaphrodite Mollusk *Crepidula plana*. II. Influence of environment on sex. Journ. exp. Zool., t. 23, p. 225.
- GRAFE, E. 1910. Untersuchungen über den Stoff und Kraftwechsel im Fieber. Deutsch. Arch. f. klin. Med., t. 101, p. 209.
- GRAFE, E. 1920. Stoffwechseluntersuchungen bei schweren afebrilen Tuberkulosen. Münch. med. Woch., t. 67, p. 1081.
- GRAFE, E. 1923. Die pathologische Physiologie des Gesamtstoffs und Kraftwechsels bei der Ernährung des Menschen. Ergeb. d. Physiol., t. 21, p. 1.
- GREENWOOD, A. W. 1925. Gonad grafts in embryonic chicks and their relation to sexual differentiation. Brit. Journ. exp. Biol., t. 2, p. 165.
- GREENWOOD, A. W. and CHAUDHURI, A. C. 1928. An experimental study on the effect of thyroxin upon sexual differentiation in the fowl. Brit. Journ. exp. Biol., t. 5, p. 378.
- GROSVENOR, G. H. and SMITH, G. 1913. The life cycle of *Moina rectoris*. Quart. Journ. of mic. sc., t. 59, p. 267.
- GRÜNBERG. 1924. Détermination du sexe des plantes dioïques au moyen de la réaction de MANOÏLOFF (article en russe). Wratschebnaja Gasetta, t. 5, p. 108.
- GSELL-BUSSE, M. A. 1928. Untersuchungen über den Rattenöstrus und seine Beeinflussung durch Ovarialextrakte und Galle. PFLÜGERS Archiv, t. 219, p. 626.

- GUDERNATSCH, Y. F. 1910. Ein Fall von Hermaphroditismus verus hominis. Verh. Zool. Kong. Graz, 1910, p. 570.
- GUILLIERMOND, A. 1910. Quelques remarques sur la copulation des Levures. Ann. mycol., t. 8, p. 288.
- GUILLIERMOND, A. 1912. Nouvelles observations sur la sexualité des Levures. 1<sup>o</sup> existence d'une copulation hétérogamique observée dans une espèce nouvelle; 2<sup>o</sup> sur la copulation de *Debaryomyces globosus*; 3<sup>o</sup> sur les phénomènes de retrogradation de la sexualité constatés dans plusieurs levures. Arch. f. Protistenk., t. 28, p. 52.
- GUILLIERMOND, A. 1919. Observations vitales sur le chondrione des Végétaux et recherches sur l'origine des chromoplastes et le mode de formation des pigments xanthophylliens et carotiniens. Contribution à l'étude physiologique de la cellule. Rev. gén. Botanique, t. 31, p. 372.
- GUILLIERMOND, A. et NEGRONI, P. 1929. Sur la présence d'une copulation hétérogamique dans le *Saccharomyces Marxianus*. C. R. Soc. Biol., t. 101, p. 564.
- GULICK, A. 1922. Beriberi and metabolic of white rats in relation to the intake of vitamin B. Amer. Journ. of Physiol., t. 59, p. 483.
- GULICK, A. 1924. The basal metabolism of white rats in relation to the intake of vitamin B. Amer. Journ. of Physiol., t. 68, p. 131.
- GÜREWITSCH, E. 1924. Die Geschlechtsbestimmung der Frucht auf Grund der MANOÏLOFFSchen chemischen Reaktion des mütterlichen Blutes. Münch. med. Wochenschr., N<sup>o</sup> 52 (1924).
- GUYÉNOT, E. 1912. Les caractères sexuels secondaires. Biologica. 2<sup>e</sup> année, p. 265.
- GUYÉNOT, E. 1924. L'hérédité. Doin, Paris.
- GUYÉNOT, E. et PONSE, K. 1923. Inversion expérimentale du type sexuel dans la gonade du Crapaud. C. R. Soc. Biol., t. 89, p. 4.
- GUYÉNOT, E. et PONSE, K. 1927. Questions théoriques soulevées par le cas de l'organe de Bidder du Crapaud. C. R. Soc. Biol., t. 96, p. 835.
- HAMMET, F. S. 1923a. Studies on the thyroid apparatus. IX. The effect of the loss of the thyroïd and parathyroïd glands at 100 days of age on the growth in body length, body weight and tail length of male and female albino Rats. Americ. Journ. Physiol., t. 63, p. 218.
- HAMMET, F. S. 1923b. Studies on the thyroid apparatus. XIII. The effect of thyro-parathyroïdectomy and parathyroïdectomy at 100 days of age on the growth of the reproductive system of male and female albino Rats. Amer. Journ. Anatomy, t. 32, p. 37. — XIV. On the growth of the glands . . . . p. 53. — XV. on the growth of the heart, lungs, liver, kidney etc., p. 75.
- HAMMET, F. S. 1926. Studies on the thyroid apparatus. XXX. The relation between age at inanition of and response of body growth to thyroïd and parathyroïd deficiency. Endocrinology, t. 10, p. 29.

- HARMS, J. W. 1909. Über Degeneration und Regeneration der Daumenschwielen und Drüsen bei *Rana fusca*. Arch. f. d. gesamte Physiol. t. 128, p. 25.
- HARMS, J. W. 1923. Geschlechtsbestimmung und Umstimmung. Naturwissenschaften, t. 11, p. 897.
- HARMS, J. W. 1926. Beobachtungen über Geschlechtsumwandlungen reifer Tiere und deren  $F_1$ -Generation. Zool. Anz., t. 67, p. 67.
- HARRIS, J. A. and BENEDICT, F. G. 1918. A biometric study of human basal metabolism. Proc. Nat. Ac. sc., t. 4, p. 370.
- HARRIS, J. A. and BENEDICT, F. G. 1919a. Biometric standards for energy requirements in human nutrition. Scientif. month., t. 7, p. 385.
- HARRIS, J. A. and BENEDICT, F. G. 1919b. A biometric study of basal metabolism in men. Carnegie Instit. Publ., N° 279, Washington.
- HARRIS, R. G. 1925. Further data on the control of the appearance of pupa-larvae in poedogenetic Cecidomyidae (*Oligarces* sp.). Glanures biologiques sta. biol. Wimereux, t. 9, p. 89.
- HARTMANN, M. 1917. Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Phytomonaden. II. Mitteilung. Über die dauernde rein agame Züchtung von *Eudorina elegans* und ihre Bedeutung für das Befruchtungs- und Todproblem. Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. Wissensch., t. 51, p. 760.
- HARTMANN, M. 1921. Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Phytomonaden (Volvocales). III. Mitteilung. Die dauernd agame Zucht von *Eudorina elegans*, experimentelle Beiträge zum Befruchtungs- und Todproblem. Arch. f. Protist., t. 43, p. 223.
- HARTMANN, M. 1925a. Untersuchungen über relative Sexualität. Biol. Zentralbl., t. 45, p. 449.
- HARTMANN, M. 1925b. Über relative Sexualität bei *Ectocarpus siliculosus*. Naturwissensch., t. 13. p. 975.
- HARTMANN, M. 1930. Die Sexualität der Protisten und Thallophyten und ihre Bedeutung für eine allgemeine Sexualitätstheorie. Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererb., t. 54, p. 76.
- HARTWELL, G. A. 1925. Sex differences in the requirements of certain food factors. I. During growth. British Journ. of exp. Biol., t. 2, p. 323.
- HATERIUS, H. O., PFIFFNER, J. J. and NELSON, W. O. 1929. The possible oestrus-inducing effect of commercial taurocholate. Proc. Soc. exp. Biol. a. med., t. 26, p. 820.
- HÉDON, E. 1926. Précis de physiologie 9<sup>e</sup> éd. Doin, Paris.
- HEILBRUNN, L. V. 1928. The colloid chemistry of Protoplasm. Protoplasma-Monographien, t. 1, Borntraeger, Berlin.
- HERBST, C. 1928. Untersuchungen zur Bestimmung des Geschlechts. I. Mitteilung. Ein neuer Weg zur Lösung der Geschlechtsbestimmungs-

- probleme bei *Bonellia viridis*. Sitzber. Heidelberger Akad. Wiss. math.-naturw. Klasse (1928).
- HERTWIG, R. 1906. Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Verh. deutsch. zool. Gesells., t. 16, p. 90.
- HERTWIG, R. 1912. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. Biol. Zentralblatt, t. 32.
- HESS, W. R. 1921. Die Rolle der Vitamine im Zellechemismus. Zeitschr. f. physiol. Chem., t. 117, p. 284.
- HESS, W. R. 1922. Die Rolle der Vitamine im Zellechemismus. Bemerkung zu der Ergänzung von EMIL ABDERHALDEN. Zeitschr. f. physiol. Chem., t. 120, p. 277.
- HESS, W. R. 1923. Die Blausäurevergiftung als Methode der Avitaminoseforschung. Arch. f. gesamt. Physiol., t. 198, p. 488.
- HESS, W. R. 1924. Toxikologische Untersuchungen im Dienste der Avitaminoseforschung. Arch. exp. Path. Pharm., t. 103, p. 366.
- HESS, W. R. und MESSERLE, N. 1922. Untersuchungen über die Gewebeatmung bei Avitaminose. Zeitschr. f. physiol. Chem., t. 119, p. 176.
- HESS, BILLS, WEINSTOCK and RIVKIN. 1928. Difference in calcium level of the blood between the male and female Cod. Proc. Soc. exp. Biol. a. med., t. 25, p. 349.
- HEWER, E. E. 1914. The effect of Thymus feeding on the activity of the reproductive organs in the rat. Journ. of Physiol., t. 47, p. 479.
- HEYER, F. 1884. Untersuchungen über das Verhältnis des Geschlechts bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen. Ber. d. Landw. Inst. d. Univ. Halle, Heft V.
- HEYMANS, C. 1921. Influence de la castration sur les échanges respiratoires, la nutrition et le jeûne. Journ. de Physiol. et de Pathol. génér., t. 19, p. 323.
- HOEK, P. P. C. 1883. Les organes de la génération de l'huître. Contributions à la connaissance de leurs structures et de leurs fonctions. Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. supp. Deel. I. Leiden. 1883—1884.
- HOEK, P. P. C. 1902. Rapport over de oorzaken van den Achteruitgang in hoedanigheid van de Zeenvosche oester. Ministerie van Waterstaat, Handel en Nijverheid s'Gravenhage.
- HOLMES, S. J. and GOLF, J. C. 1923. The selective diminution of male infants under different environmental conditions Eugenics in Race and State, p. 233.
- HOULBERT, G. 1919. Contribution à l'étude des vitamines. Thèses médecine. Paris.
- HOUSSAY, B. A., GIUSTI, L. et LASCANO — GONZALEZ, J. M. 1929. Implantation d'hypophyse et stimulation des glandes et des fonctions sexuelles du Crapaud. C. R. Soc. Biol., t. 102, p. 864.
- HOUSSAY, B. A. et LASCANO-GONZALEZ. 1929. L'hypophyse et le testicule chez le Crapaud *Bufo marinus* L. Schneid. C. R. Soc. Biol., t. 101, p. 938.

- HOUSSAY, F. 1903. Sur la ponte, la fécondité et la sexualité chez les Poules carnivores. C. R. Ac. sc., t. 137, p. 934.
- HOUSSAY, F. 1907. Variations expérimentales. Études sur six générations de poules carnivores. Arch. zool. expér. et gén. 4<sup>e</sup> série, t. 6, p. 137.
- HOYLE, J. C. 1928. Studies in serum calcium. Journ. Pharm. exp. therap. t. 32, p. 309.
- HUGOUNENQ, L. 1904. Sur une albumine extraite des œufs de poissons: chimie comparée des productions sexuelles dans la même espèce. C. R. Ac. sc., t. 138, p. 1062.
- HUGOUNENQ, L. 1906. Sur une albumine extraite des œufs de poissons: Comparaison avec la vitelline de l'œuf de poule. C. R. Ac. sc., t. 143, p. 693.
- HUMPHREY, R. R. 1927. The specificity of the sexual organization in the preprimordium of the gonad in *Amblystoma* as shown by transplantation of the intermediate mesoderm. Anat. Rec., t. 37, p. 165.
- HUMPHREY, R. R. 1928. The differentiation of the intermediate mesoderm of *Amblystoma* in grafts implanted in the somatopleure of other embryos. Anat. Rec., t. 38, p. 48.
- HYMAN, L. H. 1928. Miscellaneous observations on *Hydra*, with special reference to reproduction. Biol. Bull. of the marine biolog. laborat., t. 54, p. 65.
- INGRAM, W. R. 1929. Studies of Amphibian Neoteny. II. The interrelation of thyroid and pituitary in the metamorphosis of neotenic Anurans. Journ. of exp. Zool., t. 53, p. 387.
- ISCHIWATA, S. 1904. Sur les marques extérieures des sexes du ver à soie. Extrait du Bulletin de l'association séricicole du Japon. N° 146, 20 juillet 1904.
- ISSAIEVA, L. W. 1924. Réaction du df MANOILOFF pour la détermination du sexe d'après le sang (en Russe), Wratscheb. Gaseta, N° 13, 14.
- IWATSURU. 1925. Untersuchungen über Fette und Lipide im Blute. II. Über die Verteilung der Fette und Lipide im Blute B-vitaminfrei ernährter Kaninchen. PFLÜGERS Arch. f. die gesammte Physiol., t. 108, p. 41.
- JACKSON, C. M. 1915. Changes in the relative weights of the various parts systems and organs of young albinos rat held at constant body weight by underfeeding for various periods. Journ. exp. Zool., t. 19, p. 99.
- JACKSON, C. M. and STEWART, C. A. 1920. The effects of inanition in the young upon the ultimate size of the body and of the various organs in the albino rat. Journ. exp. zool., t. 30, p. 97.
- JAMESON, A. P. 1920. The chromosome cycle of Gregarines with special reference to *Diplocystis Schneideri*. KUNSTLER. Quart. Journ. mic. sc., t. 64, p. 207.
- JENNINGS, H. 1910. What conditions induce conjugation in *Paramecium*? Journ. exp. zool., t. 9, p. 279.



- JENNINGS, H. 1913. The effect of conjugation in *Paramecium*. Journ. exp. zool., t. 14, p. 281.
- JOLLY, J. et FERESTER, M. 1929. Sur l'existence de corps de Kurloff, dans les petites cellules thymiques. C. R. Soc. Biol., t. 101, p. 767.
- JOLLY, J. et LIEURE, C. 1929. Influence de la castration sur l'involution du thymus. C. R. Soc. Biol., t. 102, p. 762.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1923. La structure cytoplasmique d'une Coccidie *Adelina dimidiata*, parasite de la Scolopendre *Scolopendra cingulata*. C. R. Ac. sc., t. 177, p. 975.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1924a. L'appareil de Golgi dans la gamogonie de la Coccidie *Aggregata eberthi*. C. R. Ac. sc., t. 178, p. 136.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1924b. L'appareil de Golgi dans les schizozoïtes d'une Aggrégatidé. C. R. Soc. Biol., t. 90, p. 680.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1924c. Sur quelques caractères cytoplasmiques de l'anisogamie dans les sporadins des Grégarines. C. R. Soc. Biol., t. 90, p. 1220.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1924d. Sur l'évolution des éléments cytoplasmiques dans le cycle d'une Aggrégatidé. C. R. Ac. sc., t. 178, p. 2200.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1924e. Sur l'appareil de Golgi des Sporozoaires. C. R. Soc. Biol., t. 91, p. 995.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1924f. Les caractères cytoplasmiques de la sexualité dans les Grégarines. C. R. Ac. sc., t. 179, p. 1212.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1925a. Sur les lipoides et les graisses des Sporozoaires. C. R. Ac. sc., t. 180, p. 335.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1925b. Sur les réactions d'un tissu au parasitisme, la lipoidogenèse et la lipogenèse. C. R. Ac. sc., t. 180, p. 878.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1925c. Sur l'évolution des lipoides et la sexualisation du cytoplasme dans les Sporozoaires. C. R. Ac. sc., t. 180, p. 1074.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1925d. Sur l'avéoline et la constitution du cytoplasme dans des Sporozoaires. C. R. Soc. Biol., t. 92, p. 1427.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1925e. Sur le chondriome des Sporozoaires et la sexualisation du cytoplasme. C. R. Soc. Biol., t. 92, p. 1425.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1925f. De l'influence de la sexualisation du cytoplasme sur la genèse des gamètes d'une Grégarine. C. R. Soc. Biol., t. 93, p. 8.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1925g. Recherches sur le cytoplasme des Sporozoaires. Thèses sciences Paris et Arch. anat. microsc., t. 22, p. 1 (1926).
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1926a. Sur la coloration vitale au rouge neutre des éléments de Golgi des Grégarines. C. R. Soc. Biol., t. 94, p. 830.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1926b. Sur les différences des potentiels d'oxydation-réduction dans les spores d'une Prèle: *Equisetum arvense*. C. R. Ac. sc., t. 182, p. 980.

- JOYET-LAVERGNE, PH. 1926c. Sur une comparaison entre les valeurs relatives des potentiels d'oxydation-réduction (rH) du pollen et de l'ovule chez quelques Phanérogames. C. R. Soc. Biol., t. 94, p. 1113.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1926d. Sur la signification de la valeur relative du rH dans la germination du grain de pollen. C. R. Soc. Biol., t. 94, p. 1184.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1926e. Les colorations vitales des Grégarines et les caractères de sexualisation du cytoplasme. C. R. Ac. sc., t. 182, p. 1295.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1926f. L'hétérogamie des spores de Prêles et les caractères de sexualisation du cytoplasme. C. R. Ac. sc., t. 182, p. 1555.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1926g. Le rH intracellulaire et la sexualité. Rev. gén. sc. p. et appl., t. 37, p. 546.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1927a. Étude comparée de l'action de l'acide osmique sur le pollen et l'ovule de quelques Phanérogames. C. R. Soc. Biol., t. 96, p. 25.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1927b. Sur l'action de l'acide osmique et les caractères physico-chimiques de la sexualisation du cytoplasme. C. R. Ac. sc., t. 184, p. 293.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1927c. Les caractères physico-chimiques de la sexualité et les problèmes de la multiplication cellulaire. Rev. gén. sc. p. et appl., t. 38, p. 141.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1927d. Sur les éléments cytoplasmiques d'une Haemosporidie. C. R. Soc. Biol., t. 96, p. 860.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1927e. La teneur en glutathion réduit est un caractère de sexualisation du cytoplasme. C. R. Ac. sc., t. 184, p. 1088.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1927f. Sur les caractères physicochimiques de la sexualité dans les spores de *Equisetum maximum*. C. R. Soc. Biol., t. 96, p. 1217.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1928a. La sexualisation cytoplasmique et les caractères physicochimiques de la sexualité. Protoplasma, t. 3, p. 357.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1928b. Les travaux récents sur la détermination chimique du sexe. Rev. gén. sc. p. et appl., t. 39, p. 168.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1928c. L'interprétation de la réaction de MANOÏLOFF et les caractères de sexualisation du cytoplasme. C. R. Soc. Biol., t. 99, p. 766.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1929a. Sur les rapports entre le métabolisme et la sexualisation cytoplasmique. C. R. Ac. sc., t. 188, p. 818.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1929b. Une démonstration expérimentale des lois de sexualisation cytoplasmique. C. R. Ac. sc., t. 189, p. 409.
- JOYET-LAVERGNE, PH. 1929c. Métabolisme et sexualité. Protoplasma, t. 7, p. 448.

- JOYET-LAVERGNE, PH. 1929d. L'avitominose B et la sexualisation cytoplasmique. *Protoplasma*, t. 8, p. 443.
- KAHN, O. L. 1921. Influence des conditions extérieures sur le déterminisme du sexe chez *Asplanchna* (en Russe). *Mémoires Inst. exp. de Biologie*. Moscou, 1921, p. 54.
- KALLAS, H. 1929a. Sur le passage de substances hypophysaires pendant la parabiose. *C. R. Soc. Biol.*, t. 102, p. 280.
- KALLAS, H. 1929b. Développement précoce de l'appareil génital chez le Rat mâle infantile en parabiose. *C. R. Soc. Biol.*, t. 102, p. 552.
- KALLAS, H. 1929c. Hyperféminisation, lobe antérieur d'hypophyse et parabiose. *C. R. Soc. Biol.*, t. 102, p. 621.
- KALLAS, H. et LIPSCHÜTZ, A. 1929. Corps jaune et phase glandulaire mammaire chez le Lapin. *C. R. Soc. Biol.*, t. 100, p. 981.
- KAMMERER, P. 1910. Vererbung erzwungener Farbveränderungen. I. und II. Mitteilung. Induktion von weiblichem Dimorphismus bei *Lacerta muralis*, von männlichem Dimorphismus bei *Lacerta fiumana*. *Arch. Entwickl. Mech.*, t. 29, p. 456.
- KARBUSCH, A. 1926. Recherches cytologiques sur les blés parasités par *Puccinia glumarum*. *Rev. de pathol. veget. et entomol. agricole*, t. 13, p. 92.
- KARR, W. G. 1920a. The influence of water-soluble vitamine on the nutrition of dogs. *Proc. soc. exp. Biol. a. med.*, t. 17, p. 84 et *Journ. Biol. chem.*, t. 44, p. 255.
- KARR, W. G. 1920b. Metabolism studies with diets deficient in water-soluble B vitamin. *Journ. Biol. chem.*, t. 44, p. 277.
- KARTASCHIEFFSKY, E. 1926. Zur Frage der Vitamine. I. Über den Einfluß des Vitaminhungers auf den Gaswechsel bei Tauben. *PFLÜGERS Archiv f. d. gesam. Physiol.*, t. 214, p. 499.
- KAUFFMANN-COSLA, O. 1926. Le rôle des sels minéraux dans l'avitominose et ses rapports avec la «dysoxydative carbonurie». *C. R. Soc. Biol.*, t. 94.
- KEILIN, D. and NUTTAL, G. H. F. 1919. Hermaphroditism and others abnormalities in *Pediculus humanus*. *Parasitology*, t. 11, p. 279.
- KELLER, R. 1902. Reibungselektrische Untersuchungen an pflanzlichen Geschlechtsorganen. Prague 1902.
- KELLER, R. 1920. Elektrohistologische Untersuchungen an Pflanzen und Tieren. Prague, Schmichow, 1920.
- KELLER, R. 1921. Elektromikroskopie. *Naturwiss. Woch.*, t. 20, N° 47.
- KELLER, R. 1925. Die Elektrizität in der Zelle. (Mährisch-Ostrau, Keller C°, 1925.)
- KELLERMANN, W. A. and SWINGLE, W. T. 1889. New species of Kansas fungi. *Journ. of mycology*. U. S. Dep. of. Agric., t. 5, p. 11.
- KELLOG. 1904. Influence of the primary Reproductive Organs on the secondary sexual characters. *Journ. exp. Zool.*, t. 1, N° 4.

- KEMP, T. 1925. Recherches sur le rapport entre les caractères sexuels et les hormones des glandes génitales chez les embryons de Poulet. C. R. Soc. Biol., t. 92, p. 1318.
- KING, H. D. 1911. Studies on sex determination in Amphibians. IV. The effects of external factors, acting before or during the time of fertilization on the sex-ratio of *Bufo lentiginosus*. Biol. Bull., t. 20.
- KING, H. D. 1912. Studies on sex determination in Amphibians. V. The effects on changing the water content of the egg at or before the time of fertilization on the sex-ratio of *Bufo lentiginosus*. Journ. exp. Zool., t. 12, p. 319.
- KING, H. D. 1918. Studies in inbreeding. I. The effects in inbreeding on the growth and variability in the body weight of the albino rat. Fourteen charts. Journ. exp. Zool., t. 26, p. 1. II. The effects of inbreeding on the fertility and on the constitutional vigor of the albino rat. p. 335.
- KLATT, B. 1919. Über die Keimdrüsentransplantation bei Schwammspinern. Zeitschr. f. ind. Abstam. u. Vererb. (1919).
- KLEBS, G. 1892. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. I. *Sporodinia grandis*. Jahrb. für wissen. Bot., t. 32, p. 1.
- KLEBS, G. 1894. Über das Verhältnis des männlichen und weiblichen Geschlechts in der Natur. Jena.
- KLISIECKI, A. 1926. Über einen regelmäßigen Unterschied in der Zusammensetzung des männlichen und weiblichen Menschenblutes. Bioch. Zeitschr., t. 176, p. 490.
- KOJIMA, W. 1917. Studies on the endocrine glands. IV. Effect upon métabolism of castration of thyroïdectomy of parathyroïdectomy and of thyroïd and parathyroïd feeding. Quarterl. Journ. of exper. Physiol., t. 11, p. 351.
- KOLLMANN, M. 1919. Influence de l'extrait de thyroïde sur certains caractères sexuels secondaires des Tritons. C. R. Soc. Biol., t. 82.
- KOLLMANN, M., VAN GAYER, F. et TIMON-DAVID, J. 1929. Le développement du foie et son rendement en huile chez *Scyllium canicula* L. dans leurs rapports avec l'état sexuel de l'animal. C. R. Soc. Biol., t. 100, p. 355.
- KOPEC, S. 1908. Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung des Geschlechtscharakters bei Schmetterlingen. Bull. Ac. sc. Cracovie, t. 33, p. 893.
- KOPEC, S. 1910. Über morphologische und histologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Bull. Ac. sc. Cracovie, t. 35, p. 186.
- KOPEC, S. 1911. Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entwickl. mech., t. 33, p. 1.
- KOPEC, S. 1913. Nochmals über die Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere von den Gonaden bei Lepidopteren. Zool. Anz., t. 43, p. 65.

- KOPEC, S. 1922. Physiological self differentiation of the wing-germ grafted on caterpillars of the opposite sex. Journ. exp. Zool., t. 36, p. 469.
- KORENCHEVSKY, V. 1923. Glands of internal secretion in experimental avian beriberi. Journ. Path. Bact., t. 26, p. 382.
- KORENSCHEVSKY, V. and SCHULTESS-YOUNG, M. 1928. The sexual glands and metabolism. VI. The influence of water soluble testicular and prostatic extracts fractionned at various isoelectric points upon the nitrogen metabolism of rabbits and the development of the genital organs of rats. Bioch. Journ., t. 26, p. 491.
- KORENTSCHEVSKY, W. G. 1914. Die Beziehungen zwischen Schild- und Keimdrüsen in Verbindung mit deren Einfluß auf den Stoffwechsel. Zeitschr. f. exp. Pathol. u. Therap., t. 16, p. 68.
- KORNHAUSER, S. J. 1919. The sexual characteristics of the Membracid *Thelia bimaculata*. I. External changes induced by *Aphelopus theliae*. Journ. of Morphology, t. 32, p. 531.
- KORPATCHEWSKA. 1910. Sur le dimorphisme biologique de quelques Mucorinées hétérothalliques. Thèses Instit. botan. Genève, 1910.
- KOSMINSKY, P. 1909. Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge. Zool. Jahrb. syst., t. 27.
- KOSMINSKY, P. 1924a. Über Erzeugung von Intersexen bei *Stilpnotia Salicis* L. im Temperaturexperiment. Biol. Zentralbl., t. 44, p. 15.
- KOSMINSKY, P. 1924b. Der Gynandromorphismus bei *Lymantria dispar* L. unter den Einwirkung äußerer Einflüsse. Biol. Zentralbl., t. 44, p. 68.
- KOSMINSKY, P. 1929. Die Entwicklung der Antennen bei intersexuellen Weibchen des Schwammspinners (*Lymantria dispar* L.), die durch Bastardierung verschiedener Rassen erhalten werden. Biol. Zentralbl., t. 49, p. 339.
- KOSTITCH, A. et TELÉBAKOWITCH, A. 1929. Effet de la splénectomie sur la glande génitale mâle. C. R. Soc. Biol., t. 100, p. 54.
- KOSTYTSCHEW und ELIASBERG. 1919. J. Russ. Bot. Soc., t. 4, p. 39 et 1922. Über Invertase von *Mucor racemosus*. Hoppe Seylers Zeitschr. f. Physiol. chem., t. 233, p. 118.
- KOURSSANOW, A. L. 1928. De l'influence de l'*Ustilago Tritici* sur les fonctions physiologiques du froment. Rev. gén. Bot., t. 40, p. 277 et p. 343.
- KRIZENESKY, J. und NEVALONNYI, M. 1927. Weitere Versuche über den Einfluß der Schilddrüse und der Thymus auf die Entwicklung des Gefieders bei den Hühnerküken. Arch. f. Entwickl., t. 112, Festschr. f. H. DRIESCH, p. 594.
- KUCKUCH, M. 1905. Sur le déterminisme du sexe. C. R. Soc. Biol., t. 58, p. 415.
- KUSCHAKEWITSCH, S. 1910. Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana esculenta*. Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Festschr. für R. HERTWIG, t. 2, p. 63.



- LA BAUME. 1910. Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. *Biol. Zentralbl.*, t. 30, p. 79.
- LABBÉ, A. 1927. Contributions à l'étude de l'allélogénèse (3<sup>e</sup> mémoire). *Arch. Zool. exp. et génér.*, t. 66, p. 135.
- LABITTE, A. 1916. Longévité de quelques insectes en captivité. *Bull. museum. Hist. nat. Paris*, p. 105, 1916.
- LAMBLING, E. 1921. *Précis de Biochimie*. Masson, Paris.
- LAPICQUE, L. 1897. Observations et expérimentations sur les mutations du fer chez les Vertébrés. Thèses sciences Paris.
- LAURENT, E. 1903. De l'influence de l'alimentation minérale sur la production des sexes chez les plantes dioïques. *C. R. Ac. sc.*, t. 137, p. 689.
- LAURENT, J. 1906. Une nouvelle hypothèse sur le déterminisme du sexe. *C. R. Assoc. franc. p. l'avancement des sciences*, 35<sup>e</sup> session, Lyon, p. 413.
- LA VAULX, R. DE. 1915. Remarques sur *Daphnia atkinsoni*. Sur des Daphnies androgynes. *Bull. soc. zool. France*, t. 40, p. 100.
- LA VAULX, R. DE. 1919. L'intersexualité chez un Crustacé Cladocère. *C. R. Ac. sc.*, t. 169, p. 97.
- LA VAULX, R. DE. 1920. Les Cladocères intersexués et les récentes théories du gynandromorphisme. *Bull. soc. zool. France*, t. 45, p. 38.
- LA VAULX, R. DE. 1921. L'intersexualité chez un Crustacé cladocère *Daphnia atkinsoni*. *Bull. Biol. France et Belgique*, t. 55, p. 1.
- LA VAULX, R. DE. 1922a. Sur l'apparition d'intersexués dans une lignée de *Daphnia magna* (Crustacé cladocère) et sur le déterminisme du phénomène. *C. R. Ac. sc.*, t. 174, p. 1740.
- LA VAULX, R. DE. 1922b. Sur l'hérédité des anomalies intersexuelles provoquées expérimentalement. *Bull. soc. Zool.*, t. 47, p. 300.
- LAWACZECK, H. 1923. Über das Verhalten des Cholesterins bei den Taubenberiberi. *Zeitschr. Physiol. Chem.*, t. 125, p. 229.
- LAWRENCE, J. V. and RIDDLE, O. 1916. Studies on the physiology of reproduction in birds. VII. Sexual differences in the fat and phosphorus content of the blood of fowls. *Amer. journ. physiol.*, t. 41, p. 430.
- LECLOUX, J. 1926a. Recherches sur l'influence des graisses sur le cancer au goudron de la Souris. *C. R. Soc. Biol.*, t. 93, p. 832.
- LECLOUX, J. 1926b. Étude du mécanisme de l'action des graisses sur l'évolution du cancer de la Souris. *C. R. Soc. Biol.*, t. 93, p. 834.
- LEFÈVRE, J. 1920. Dépense de fond et énergie physiologique minima. *C. R. Soc.*, t. 72, p. 1039.
- LÉGER, L. et DUBOSQ, O. 1909. Étude sur la sexualité des Grégarines. *Arch. f. Protist.*, t. 17, p. 19.
- LENDNER. 1908. Recherches histologiques sur la zygospore du *Sporodinia grandis*. *Bull. Herb. Boissier*, t. 8, p. 72.

- LENDNER. 1910. Observations sur les zygospores des Mucorinées. Bull. soc. Botan. Genève, t. 2, p. 581.
- LENDNER. 1918. Les Mucorinées géophiles récoltées à Bourg St<sup>e</sup> Pierre. Bull. soc. Botan. Genève, t. 10, p. 362.
- LÉVI, G. 1927. Modificazioni istologiche del timo degli Uccelli in seguito a castrazione e nella vecchiaia. Atti. Accad. Lincei, t. 6, p. 333.
- L'HÉRITIER, PH. 1929. Observations sur la forme des courbes de croissance chez la souris domestique. C. R. Soc. Biol., t. 100, p. 79.
- LIENHART. 1919. De la possibilité pour les éleveurs d'obtenir, à volonté, des mâles ou des femelles dans les races gallines. C. R. Ac. sc., t. 169, p. 102.
- LILIENSTERN, M. 1927. Recherches physiologiques et morphologiques sur *Marchantia polymorpha* en culture pure (en Russe). Trav. soc. nat. Leningrad, t. 57, p. 69.
- LILLIE, F. R. 1916. The theory of the free-martin. Science (25 avril 1916), p. 611.
- LILLIE, F. R. 1917. The free-martin; a study of the action of sex-hormones in the foetal life of cattle. Journ. exp. Zool., t. 23, p. 371.
- LILLIE, F. R. 1923. Supplementary notes on twins in cattle. Biol. Bull. t. 44, p. 47.
- LILLIE, F. R. 1927. The present status of the problem of «sex inversion» in the hen (Comments on Doctor DOMM's paper). Journ. exp. Zool., t. 48, p. 175.
- LINDNER. 1916. Eine nochmalige Nachprüfung des Verhaltens zweier Phycomycetenstämme gegenüber verschiedenen Zuckerarten und ihres Zygosporenbildungsvermögen. Ber. deutsch. Bot. Gesell., t. 34, p. 448.
- LIPPS, W. 1920. Experimentelle Untersuchungen über den Fortpflanzungswechsel bei *Stylaria lacustris*. Biol. Zentralbl., t. 40, p. 289.
- LIPSCHÜTZ, A. 1917. Über die Abhängigkeit der Körpertemperatur von Pubertätsdrüsen. PFLÜGERS Arch. f. die ges. Physiol., t. 167, p. 177.
- LIPSCHÜTZ, A. 1921. L'action spécifique de la sécrétion interne des glandes sexuelles et l'hypothèse de l'asexualité de la forme embryonnaire. Rev. scient., t. 59, p. 33.
- LIPSCHÜTZ, A. 1924. The internal secretions of the sex glands (Cambridge, 1924).
- LIPSCHÜTZ, A. 1927. Hermaphrodisme expérimental par transplantation ovarienne en présence de deux testicules intacts. C. R. Soc. Biol., t. 97, p. 564.
- LIPSCHÜTZ, A., KALLAS, H. et WILCKENS, E. 1929. Physiologie comparée du lobe antérieur de l'hypophyse. C. R. Soc. Biol., t. 100, p. 28.
- LIPSCHÜTZ, A. et PAEZ, R. 1928. Les hormones hypophysaires chez le Cobaye. C. R. Soc. Biol., t. 99, p. 453.
- LLOYD, F. E. 1928. Further observations on the behaviour of gametes during maturation and conjugation in *Spirogyra*. Protoplasma, t. 4, p. 45.

- LOER. 1910. Untersuchungen über den Sexualeinfluß auf die Bluttemperatur der Vögel. *PELLEGRS Arch. f. die gesam. Physiolog.*, t. 133, p. 287.
- LOISEL, G. 1904. Le problème du déterminisme sexuel. *La Revue des Idées*. 1904, p. 908 et 1905, p. 356.
- LOMBA, J. L. 1923. Études expérimentales et critiques sur l'avitaminose. Thèse sciences Paris.
- LOMBARD, W. P. and COPE, O. M. 1927. Sex differences in heart action. I. Duration of systole, II. Heart rate. *Amer. Journ. Physiolog.*, t. 133, p. 37.
- LUNTZ, A. 1926. Untersuchungen über den Generationswechsel der Rota-torien. I. Die Bedingungen des Generationswechsels. *Biol. Zentralbl.* t. 46, p. 233.
- LUNTZ, A. 1929. Untersuchungen über den Generationswechsel der Räder-tiere. II. Der zyklische Generationswechsel von *Brachionus bakeri*. *Biol. Centralbl.*, t. 49, p. 193.
- MAC ARTHUR, J. W. and BAILLIE, W. H. T. 1926. Sex differences in mortality and metabolic activity in *Daphnia magna*. *Science (N. s.)*, t. 64, p. 229.
- MAC ARTHUR, J. W. and BAILLIE, W. H. T. 1927. Relations between metabolism, longevity and sex in *Daphnia magna* as expressed at different temperatures. *Anat. Rec.*, t. 37, p. 147.
- MAC ARTHUR, J. W. and BAILLIE, W. H. T. 1929a. Metabolic activity and duration of life. I. Influence of temperature on longevity in *Daphnia magna*. *Journ. exper. Zool.*, t. 53, p. 221.
- MAC ARTHUR, J. W. and BAILLIE, W. H. T. 1929b. Metabolic activity and duration of life. II. Metabolic rates and their relation to longevity in *Daphnia magna*. *Journ. exp. Zool.*, t. 53, p. 242.
- MAC CLUG. 1902. The accessory chromosome sex determinant. *Biol. Bull.*, t. 3.
- MÄCKEL, H. G. 1924. Zur Kenntnis der späteren Entwicklungsstadien der Prothallien von *Equisetum arvense*. *Rep. nov. spec. regni. veg.*, t. 28, p. 1.
- MAGNE, H. et SIMONNET, H. 1922. Sur les variations du quotient respiratoire chez les pigeons carencés. Influence des injections intraveineuses de glucose. *Bull. soc. chim. Biol.*, t. 4, p. 419.
- MAGNIN, A. 1888a. Sur l'hermaphrodisme du *Lychnis dioica* atteint d'*Ustilago*. *C. R. Ac. sc.* 1888, t. 2, p. 663.
- MAGNIN, A. 1888b. Sur l'hermaphrodisme parasitaire et le polymorphisme floral du *Lychnis dioica*. *C. R. Ac. sc.*, 1888, t. 2, p. 876.
- MAIGNON, F. 1920. Influence des saisons sur la glycogénie. *Journ. de physiol. et de pathol. génér.* 1920, p. 13.
- MAROTINE. 1910. Einfluß von Chloroform auf die Zahl der Blutkörperchen. *Zeitschr. f. wiss. u. prakt. Veterin.*, t. 42.
- MALACQUIN, A. 1901. Le parasitisme évolutif des Monstrillides. *Arch. zool. exp. et gén.*, t. 9, série 3, p. 81.

- MANOÏLOFF, E. O. 1923. Wratschebnaja. Gas, N° 15, p. 345; N° 21 et 22, p. 453 et 1924, p. 151.
- MANOÏLOFF, E. O. 1924. Weitere Erfahrungen über meine chemische Blutreaktion zur Geschlechtsbestimmung bei Menschen, Tieren und durch Chlorophyll bei Pflanzen. Münch. med. Wochenschr., t. 71, p. 1784.
- MARCHAL, P. 1913. Contribution à l'étude de la biologie des Chermes. Ann. sc. nat. zool., t. 18, p. 153.
- MARINE, D. and BAUMANN, E. J. 1922. Influence of glands with internal secretions on the respiratory exchange. III. Effect of suprarenal insufficiency (by removal) in thyroïdectomized rabbits. Amer. Journ. Physiol., t. 59, p. 353.
- MARTINS, TH. 1929a. Echanges hormonaux chez les animaux en parabiose. Passage de l'hormone ovarienne des sujets normaux aux sujets castrés. C. R. Soc. Biol., t. 102, p. 605.
- MARTINS, TH. 1929b. Cycles oestriques chez les rats normaux et chatrés-vivant en parabiose. C. R. Soc. Biol., t. 102, p. 614.
- MASON, K. E. 1926. Testicular degeneration in albino rats fed a purified food ration. Journ. exp. Zool., t. 45, p. 159.
- MATILL, H. A. 1923. The utilization of carbohydrate by rats deprived of vitamine B. Journ. Biol. chem., t. 55, p. 717.
- MAXIMOW, N. A. 1929. Experimentelle Änderungen der Länge der Vegetationsperiode bei den Pflanzen. Biol. Zentralbl., t. 49, p. 513.
- MAYER, A. et PLANTEFOL, L. 1924a. Equilibre des constituants cellulaires et intensité des oxydations de la cellule. Imbibition et oxydation. Cas des plantes reviviscentes. C. R. Ac. sc., t. 178, p. 1385.
- MAYER, A. et PLANTEFOL, L. 1924b. Equilibre des constituants cellulaires et forme des oxydations de la cellule. Imbibition et types respiratoires chez les plantes reviviscentes. C. R. Ac. sc., t. 179, p. 131.
- MAYER, A. et PLANTEFOL, L. 1925. Hydratation et respiration chez les Mousses. Ann. de Physiologie, t. 1, p. 239 et p. 394.
- Mc CARRISON, R. 1919. The pathogenesis of deficiency diseases. Indian Journ. med. research., t. 6, p. 275 et t. 7, p. 269.
- Mc CARRISON, R. 1921. Study in Deficiency Disease. Londres 1921.
- Mc COLLUNA, E. V., RASK, O. S. et BECKER, E. J. 1929. La toxicité des composés d'aluminium dans l'alimentation. Bull. soc. sc. Hygiène alim., t. 17, N° 2, p. 65.
- Mc ISAAC, P. 1928. Studies on calcium metabolism. II. Calcium metabolism in relation to sex in the Rabbit. Brit. Journ. exp. Biol., t. 5, p. 242.
- Mc PHEE, H. C. 1924. The influence of environment on sex in hemp (*Cannabis sativa*). Journ. of agric. research., t. 28, p. 1067.
- MEISENHEIMER, J. 1907. Ergebnisse einiger Versuchsreihen über Exstirpation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen. Zool. Anz., t. 32, p. 393.

- MEISENHEIMER, J. 1908. Über Flügelregeneration bei Schmetterlingen. Zool. Anz., t. 33, p. 689.
- MEISENHEIMER, J. 1909. Experimentelle Studien zur Soma und Geschlechtsdifferenzierung. Fischer, Jena.
- MEISENHEIMER, J. 1910. Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen. Zool. Anz., t. 35, p. 446.
- MEISENHEIMER, J. 1911. Über die Wirkung von Hoden- und Ovarien-substanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches. Zool. Anz., t. 38, p. 53.
- MENDÈS-CORRÉA, A. A. 1923. Sur les proportions des membres les Portugais. C. R. Ac. sc., t. 176, p. 709.
- MERCIER, L. 1928. Trois cas de cataracte congénitale obtenus expérimentalement dans une même lignée de Souris. C. R. Ac. sc., t. 186, p. 1447.
- MERCIER, L. 1929. Dystrophies oculaires et tumeurs chez des Souris après injection intrapéritonéale de goudron. C. R. Soc. Biol., t. 102, p. 503.
- METALNIKOW, S. 1922. Dix ans de culture des Infusoires sans conjugaison. C. R. Ac. sc., t. 175, p. 776.
- MEURMAN, O. 1925. The chromosome behaviour of some dioecious plants and their relatives with special reference to sex chromosomes. Soc. scient. Fenn. Comm. biol., t. 2, p. 105.
- MEYERSTEIN, A. 1922. Anatomische Untersuchungen zur Frage der akzessorischen Nährstoffe. Virchows Archiv, t. 239, p. 350.
- MEYNS, R. 1910. Über Froshodentransplantation. Arch. f. ges. Physiol., t. 132, p. 433.
- MEYNS, R. 1912. Transplantation embryonaler und jugendlicher Keimdrüsen auf erwachsene Individuen bei Amuren nebst einem Nachtrag über Transplantationen geschlechtsreifer Froshoden. Arch. f. mik. Anat., t. 79, p. 148.
- MILLER, H. G. 1926. Potassium in animal nutrition. IV. Potassium requirements for normal growth and maintenance. Journ. of biol. chem., t. 69, p. 587.
- MILLOT, J. 1928. Données nouvelles sur la physiologie du foie des Poissons. Le rapport du poids du foie au poids du corps. C. R. Soc. Biol., t. 98, p. 125.
- MILROY, 1908. Changes in the chemical composition of the Herring during the reproductive period. Bioch. Journ., t. 3, p. 366.
- MINENKOFF, A. R. 1925. Recherches sur la détermination du sexe (en Russe). Journ. landwirt. Wiss. Moscou, t. 1.
- MITCHELL, C. V. 1913. Sex determination in *Asplanchna amphora*. Journ. exp. Zool., t. 15, p. 225.
- MITCHELL, H. H., CARD, L. E. and HAINES, W. T. 1927. The effect of age, sex and castration on the basal heat production of chickens. Journ. agric. research., t. 34, p. 945.



- MITCHELL, H. H. and CARMAN, G. G. 1926. Effect of excessive amounts of vitamin B on the basal metabolism of rats of different ages. *Amer. Journ. Physiol.*, t. 76, p. 385.
- MITCHELL, H. H. and HAINES, W. T. 1927. The critical temperature of the chickens. *Journ. agric. research.*, t. 34, p. 549.
- MÜBIUS, K. 1877. *Die Auster und die Austernwirtschaft.* (Berlin.)
- MOLLIARD, M. 1897. Sur le déterminisme du sexe chez le chanvre. *C. R. Ac. sc.* 1897, t. 2, p. 792.
- MOLLIARD, M. 1898a. De l'influence de la température sur la détermination du sexe. *C. R. Ac. sc.* 1898, t. 2, p. 669.
- MOLLIARD, M. 1898b. De l'hermaphroditisme chez la Mercuriale et le Chanvre. *Rev. gén. Bot.*, t. 10, p. 320.
- MOLLIARD, M. 1921. Rôle du potassium dans le chimisme et les fonctions reproductrices des Champignons. *C. R. Ac. sc.*, t. 173, p. 100.
- MONCEAUX, R. 1927. La cystinurie des tuberculeux. *C. R. Soc. Biol.*, t. 96, p. 323.
- MONCEAUX, R. 1929. Troubles des échanges nutritifs dans la tuberculose. Girault, St Cloud.
- MORGAN, T. H. 1920. Variations in the secondary sexual characters of the fiddler crab. *Amer. nat.*, t. 54, p. 220.
- MORGAN, T. H. 1926. *The theory of the gene.* Yale University Press.
- MORQUER, R. 1927. Sur la persistance des chloroplastes dans les aires parasitées chez les feuilles automnales. *Bull. soc. hist. nat. Toulouse*, t. 56, p. 170.
- MÜHL, D. 1921. Morphologie und Physiologie der Mehlwurmgregarinen. *Arch. f. Protistenk.*, t. 13, p. 406.
- MUNERATI, M. 1924a. Observations sur la montée en graine des betteraves la première année. *C. R. Ac. sc.*, t. 179, p. 604.
- MUNERATI, M. 1924b. Contribution à l'étude de l'apparition du sexe chez les plantes dioïques. *C. R. Ac. sc.*, t. 179, p. 1200.
- MURISIER, P. 1923. Note sur la masculinisation des femelles de Gallinacés. *Rev. suisse de Zoologie*, t. 30, p. 275.
- NADSON, G. A. et PHILIPPOV, G. S. 1925. Influence des rayons X sur la sexualité et la formation des mutantes chez les Champignons inférieurs (Mucorinées). *C. R. Soc. Biol.*, t. 93, p. 473.
- NADSON, G. A. et PHILIPPOV, G. S. 1926. Sur des anomalies chez la levure *Nadsonia fulvescens*, provoquées par les rayons X. *C. R. Soc. Biol.*, t. 95, p. 433.
- NADSON, G. A. et PHILIPPOV, G. S. 1928. De la formation de nouvelles races stables chez les Champignons inférieurs sous l'influence des rayons X. *C. R. Ac. sc.*, t. 186, p. 1566.
- NACHTSHEIM, H. 1923. Parthenogenese, Gynandromorphismus und Geschlechtsbestimmung bei Phasmiden. *Zeitschr. ind. Abst.-Lehre*, t. 30, p. 287.

- NAGAI, J. 1914. Physiologische Untersuchungen über Farnprothallen. *Flora*, t. 106, p. 281.
- NAVILLE, A. 1925. Recherches sur le cycle sporogonique des Aggregata. *Rev. suisse de Zoologie*, t. 32, p. 125.
- NEEDHAM, J. and NEEDHAM, D. M. 1925. The Hydrogen-Ion concentration and the oxidation-reduction Potential of the Cell-Interior: a Micro-Injection Study. *Proceed. of the Roy. Soc. B.*, t. 98, p. 259.
- NEEDHAM, J. and NEEDHAM, D. M. 1926a. The Hydrogen-Ion concentration and Oxidation-Reduction Potential of the Cell-Interior before and after Fertilization and Cleavage. *Proceed. of the Roy. Soc. B.*, t. 99, p. 173.
- NEEDHAM, J. and NEEDHAM, D. M. 1926b. Further Micro-Injection Studies on the Oxidation-Reduction Potential of the Cell. Interior. *Proceed. of the Royal Soc. B.*, t. 99, p. 383.
- NEEDHAM, J. and NEEDHAM, D. M. 1926c. The Oxidation-Reduction Potential of Protoplasma. *Protoplasma*, t. 1, p. 255.
- NEWBIGGIN, J. M. 1898. The role of Pigment. *Rep. of Scottish Fishery Board on the Salmon*. Glasgow, 1898.
- NICOLAS, G. 1913. De l'influence qu'exercent les Fumagines sur l'assimilation et la respiration. *Rev. gén. Bot.*, t. 25, p. 395.
- NICOLAS, G. 1920. Sur la respiration des plantes parasitées par des Champignons. *C. R. Ac. sc.*, t. 170, p. 750.
- NIELSEN, N. 1927. Über die Sexualreaktion von MANOÏLOW. *Planta* (Arch. f. wiss. Botanik), t. 3, p. 172.
- NOVARO, P. 1920. Ricerche calorimetriche comparative sul digiuno e sull'avitomiosi. *Pathologica*, t. 12, p. 133.
- NUSSBAUM, M. 1905a. Über den Einfluß der Jahreszeit des Alters und der Ernährung auf die Form der Hoden und Hodenzellen der Batrachier. *Arch. mik. Anat.*, t. 68, p. 1.
- NUSSBAUM, M. 1905b. Fortgesetzte Untersuchungen über den Einfluß des Hungers auf die Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane der *Rana fusca*. *Anat. Anzeig.*, t. 29, p. 315.
- NUSSBAUM, M. 1910. Über Geschlechtsbildung bei Polypen. *Arch. gesam. Physiol.*, t. 130, p. 521.
- OHUYE, T. 1927. On the changes in the blood, the liver and the bone of the Newt following splenectomy. *Sc. Rep. Tôhoku. Imp. Univ. Sendai*, t. 3, p. 71.
- ONOHARA, K. 1925. Untersuchungen über den Einfluß des Insulins auf den Blutfettgehalt bei der Avitaminose des Hundes. *Bioch. Zeitschr.*, t. 163, p. 67.
- ORTON, J. H. 1921. Sex-change in the Native Oyster (*O. edulis*). *Nature*, t. 107, p. 608.
- ORTON, J. H. 1922. The phenomena and conditions of sex-change in the Oyster (*O. edulis*) and *Crepidula*. *Nature*, t. 110, p. 213.

- ORTON, J. H. 1927a. MANOÏLOW'S blood test for sex. *Nature*, t. 120, p. 768.
- ORTON, J. H. 1927b. Observations and Experiments on sex-change in the European Oyster (*O. edulis*). Part I. The change from Female to Male. *Journ. of Marine Biolog. Assoc. of the united Kingdom*, may 1927, p. 967.
- OSBORNE, T. B. and MENDEL, L. B. 1922. Quantitative aspects of the role of vitamin B in nutrition. *Journ. of Biol. chem.*, t. 36, p. 197.
- OUDEMANS, J. Th. 1898. Falter aus kastrierten Raupen, wie sie aussehen und wie sie sich benehmen. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.*, t. 12, p. 71.
- PALLADIN, A. und KUDRJAWZEWA, A. 1924. Beiträge zur Biochemie der Avitaminose. V. Untersuchungen über den Stoffwechsel bei avitaminoseernährten Kaninchen. *Bioch. Zeitschr.*, t. 154, p. 104.
- PANTEL et DE SINÉTY. 1908. Sur l'apparition de mâles et d'hermaphrodites dans les pontes parthénogénétiques des Phasmes. *C. R. Ac. sc.*, 1908.
- PAPANICOLAU, G. 1910. Experimentelle Untersuchungen über Fortpflanzungsverhältnisse der Daphnien. (*Simocephalus retulus* und *Moina rectirostris* var. *Lilljeborgi*.) *Biol. Zentralbl.*, t. 30, p. 689, 737, 753, 784 et t. 31, p. 81.
- PARRON, M. 1921. Sur la teneur en glycogène du foie et des muscles chez les animaux chatrés. *C. R. Soc. Biol.*, t. 87, p. 741.
- PARKES, A. S. 1925. The effects on fertility and the sex-ratio of sub-sterility exposures to X-rays. *Proceed. of the Roy. Soc. London*, B, t. 98, p. 415.
- PARKES, A. S. and DRUMMOND, J. C. 1925. The effect of vitamin B Deficiency on Reproduction. *Proceed. of the Royal. Soc. London*, t. 98. serie B, p. 147.
- PÉREZ, CH. 1928a. Caractères sexuels chez un Crabe Oxyrhynque (*Macropodia rostrata*). *C. R. Ac. sc.*, t. 188, p. 91.
- PÉREZ, CH. 1928b. Différences sexuelles dans l'ornementation et dans le système pigmentaire chez un Crabe Oxyrhynque (*Macropodia rostrata*). *C. R. Ac. sc.*, t. 188, p. 271.
- PÉREZ, J. 1886. Des effets du parasitisme des Stylops sur les Apiaires du genre *Andrena*. *Actes soc. linnéenne de Bordeaux*, 1886, p. 21.
- PERKINS, M. 1927. The MANOÏLOW and other chemical sex reactions. *Nature*, t. 120, p. 654.
- PERKINS, R. C. L. 1905. Leaf Hoppers and their natural Enemies. Part II. Stylopidae. *Rep. of Work of the Experimental Station of the Hawaiian Sugar Planter's Association*.
- PERRIN, G. 1911. Sur les prothalles d'*Equisetum*. *C. R. Ac. sc.*, t. 153, p. 197.
- PÉZARD, A. 1918. Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les Oiseaux. *Thèses, sciences, Paris*.
- PÉZARD, A. 1921a. La loi du «tout ou rien» ou de constance fonctionnelle relative à l'action du testicule considéré comme glande endocrine. *C. R. Ac. sc.*, t. 172, p. 89.

- PÉZARD, A. 1921b. Temps de latence dans les expériences de transplantation testiculaire et loi du «tout ou rien». C. R. Ac. sc., t. 172, p. 176.
- PÉZARD, A. 1922a. Modifications périodiques ou définitives des caractères sexuels secondaires chez les Gallinacés. Ann. Sc. nat., t. 5, p. 83.
- PÉZARD, A. 1922b. Notion de «seuil différentiel» et masculinisation progressive de certaines femelles d'oiseaux. C. R. Ac. sc., t. 175, p. 236.
- PÉZARD, A. 1927a. Remarques concernant l'endocrinologie sexuelle et la loi dite du «tout ou rien». C. R. Soc. Biol., t. 97, p. 442.
- PÉZARD, A. 1927b. La mesure des caractères en endocrinologie sexuelle. La théorie dite «de l'interstitielle». C. R. Soc. Biol., t. 97, p. 620.
- PÉZARD, A. et CARIDROIT, F. 1922a. L'hérédité sex-linked chez les Gallinacés. Interprétation fondée sur l'existence de la forme neutre et sur les propriétés de l'hormone ovarienne. C. R. Ac. sc., t. 175, p. 910.
- PÉZARD, A. et CARIDROIT, F. 1922b. L'action de l'hormone testiculaire sur la valence relative des facteurs allélomorphes chez les Ovis (Dorset  $\times$  Suffolk). C. R. Ac. sc., t. 175, p. 1099.
- PÉZARD, A. et CARIDROIT, F. 1923. Les modalités du gynandromorphisme chez les Gallinacés. C. R. Ac. sc., t. 177, p. 76.
- PÉZARD, A., SAND, K. et CARIDROIT, F. 1923. Féminisation d'un Coq adulte de race Leghorn doré. C. R. Soc. Biol., t. 89, p. 947.
- PÉZARD, A., SAND, K. et CARIDROIT, F. 1924. Modifications hormonosexuelles chez les Gallinacés adultes et théorie de la forme spécifique. C. R. Ac. sc., t. 178, p. 2011.
- PÉZARD, A., SAND, K. et CARIDROIT, F. 1925. Inversion sexuelle du plumage observée chez nos sujets lors de la récente mue et notion de seuil hormonique. C. R. Soc. Biol., t. 93, p. 1094.
- PÉZARD, A., SAND, K. et CARIDROIT, F. 1926. La bipartition longitudinale de la plume. Faits nouveaux concernant le gynandromorphisme élémentaire. C. R. Soc. Biol., t. 94, p. 1074.
- PFLÜGER, E. 1882a. Über die geschlechtsbestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Arch. f. gesam. Physiol., t. 26.
- PFLÜGER, E. 1882b. Versuche der Befruchtung überreifer Eier. Arch. f. gesam. Physiol., t. 29.
- PHISALIX, C. 1903. Corrélations fonctionnelles entre les glandes à venin et l'ovaire chez le Crapaud commun. C. R. Ac. sc., t. 137, p. 1082.
- PICK, L. 1914. Über den wahren Hermaphroditismus des Menschen und der Säugetiere. Arch. mik. Anat., t. 85.
- PICTET, A. 1905. L'influence de l'alimentation sur la détermination du sexe chez les Lépidoptères. Arch. des sc. phys. et nat. Genève, t. 19, p. 102.
- PIGHINI, G. Tiroide glandole sessuali e sesso Rivista di Biolog. t. 7, p. 254 et 401.
- PIGHINI, G. 1927. Effetti della tiroidizzazione materna sulla prole. Rivist. di Biol., t. 9, p. 439.

- PITTIER, H. 1916. A change in sex ratio. *Journ. of Heredity*, 1916, p. 406.
- POLIMANTI, O. 1912. Über den Fettgehalt der Leber einiger Schlachier während der Zeit der Schwangerschaft. *Bioch. Zeitschr.*, t. 38, p. 497.
- POLONOVSKI, M. 1929. Sur la signification de la réaction de MANOÏLOFF. *C. R. Soc. Biol.*, t. 100, p. 867.
- POLONOVSKI, M. et BOULANGER, P. 1929. Sur la valeur de la réaction de MANOÏLOFF. *C. R. Soc. Biol.*, t. 100, p. 870.
- PONSE, K. 1924. L'organe de Bidder et le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez le Crapaud. Thèses sciences Genève.
- PONSE, K. 1926. Changement expérimental du sexe et intersexualité chez le Crapaud (normaux résultats). *C. R. soc. phys. et hist. nat. Genève*, t. 43, p. 19.
- POPOV. 1925. Zur Frage über das Geschlechtshormon von MANOÏLOFF bei einigen endokrinen Erkrankungen. *Münch. med. Woch.*, t. 72, p. 2139 et 1926 (en russe) *Journ. dja ussow. . . Wratsch.* N° 1.
- PORTIER, P. 1920a. Modifications du testicule des Oiseaux sous l'influence de la carence. *C. R. Ac. sc.*, t. 170, p. 755.
- PORTIER, P. 1920b. Régénération du testicule chez le pigeon carencé. *C. R. Ac. sc.*, t. 170, p. 1339.
- POTTS, F. A. 1906. The modification of the sexual character of the Hermit crab caused by the parasite *Peltogaster* (castration parasitaire of GIARD). *Quart. Journ. mic. sc.*, t. 50, p. 599.
- POTTS, F. A. 1909. Some phenomena associated with parasitism. *Parasitology*, t. 2, p. 42.
- PRANDTL, K. 1881. Beobachtungen über die Ernährung der Farnprothallien und die Verteilung der Sexualorgane. *Bot. Zeitung*, 1881, p. 753.
- PRÁWDICZ-NEMINSKI, W. W. 1928. Über die Reaktion des Blutes zur Geschlechtsbestimmung. Die Bedeutung der Manganmischung im Chemismus einer Reaktion der Geschlechtsbestimmung. *Bioch. Zeitschr.*, t. 192, p. 303.
- PRELL, H. 1915. Über die Beziehungen zwischen primären und sekundären Sexualcharakteren bei Schmetterlingen. *Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. und Physiol.*, t. 35, p. 183 et 593.
- PRICHARD, F. J. 1916. Change of sex in hemp. *Journ. Heredity*, t. 7, p. 325.
- PTASZEK, L. 1928. Influence des hormones sexuelles (testiculaires) sur le métabolisme basal chez les animaux. *C. R. Soc.*, t. 99, p. 929.
- PTASZEK, L. 1929. Influence des hormones sexuelles sur le métabolisme basal. Essais expérimentaux chez les femelles. *C. R. Soc. Biol.*, t. 100, p. 1250.
- RABAUD, E. 1928. *Eléments de Biologie générale*. 2<sup>e</sup> édition, Alcan, Paris.
- RADOSSAVLYÉVITCH, A. et KOSTITCH, A. 1929. Effet de la splénectomie sur la fonction ovarienne. *C. R. Soc. Biol.*, t. 100, p. 56.



- RAMOINO, P. 1914. Contributio allo studio delle alimentazione incomplete. Pathologica, 15 sept 1914 et avril, mai 1915.
- RAMOINO, P. 1916. Contribution à l'étude des alimentations incomplètes. Recherches sur l'échange gazeux dans l'alimentation avec du riz. Arch. Ital. Biol., t. 65, p. 1.
- RANDOIN (M<sup>me</sup> L.) et FABRE, R. 1927. Glutathion et avitaminose B chez le Pigeon. Bull. soc. chim. biol., t. 9, p. 1027.
- RANDOIN (M<sup>me</sup> L.) et SIMONNET, H. 1923. Influence de la nature et de la quantité de glucides présents dans une ration privée de facteur B sur la précocité de l'apparition des accidents de la polynévrite aviaire. C. R. Ac. sc., t. 177, p. 903.
- RANDOIN (M<sup>me</sup> L.) et SIMONNET, H. 1924. Equilibre alimentaire, isodynamie et substances élémentaires fondamentales. Bull. soc. chim. biol., t. 6, p. 601.
- RANDOIN (M<sup>me</sup> L.) et SIMONNET, H. 1925. La question des vitamines. III. Le facteur hydrosoluble B. Bull. soc. chim. biol., t. 7, p. 678.
- RANDOIN (M<sup>me</sup> L.) et SIMONNET, H. 1927. Les données et les inconnues du problème alimentaire. II. La question des vitamines. Les Presses universitaires de France. Paris.
- RAPKINE, L. 1929. Le rôle de l'oxygène libre dans le développement. C. R. Ac. sc., t. 188, p. 650.
- RAPKINE, L. et WURMSER, R. 1926a. Sur le potentiel de réduction du noyau et les oxydations cellulaires. C. R. Soc. Biol., 23 avril 1926.
- RAPKINE, L. et WURMSER, R. 1926b. Le potentiel de réduction des cellules vertes. C. R. Soc. Biol., t. 94, p. 1347.
- RAPKINE, L. et WURMSER, R. 1926c. Sur le potentiel de réduction des cellules. C. R. Soc. Biol., t. 95, p. 604.
- RATHERY, F., KOURILSKY, R. et M<sup>lle</sup> GIBERT, S. 1928. L'action de l'hormone ovarienne sur la glycémie du chien normal. C. R. Soc. Biol., t. 99, p. 529.
- REACH, F. 1912a. Untersuchungen über das Verhalten der Fette bei *Torpedo* während der Gravidität. Bioch. Zeitschr., t. 40, p. 128.
- REACH, F. 1912b. Untersuchungen über die Beziehung der Geschlechtsdrüsen zum Kalkstoffwechsel. Bioch. Zeitschr., t. 42, p. 59.
- REGEN, J. 1909. Kastration und ihre Folgeerscheinungen bei *Gryllus campestris*. I. Mitteilung. Zool. Anzeig., t. 34, p. 477.
- REGEN, J. 1910. Kastration und ihre Folgeerscheinung bei *Gryllus campestris*. II. Mitteilung. Zool. Anzeig., t. 35, p. 427.
- REGNAULT, J. 1913. Les causes déterminantes du sexe. Revue scientifique. 1913. p. 714.
- REICHENOW, E. 1921. Die Hämococcidien der Eidechsen. Arch. f. Protistenk., t. 42.
- REISS, P. 1926a. La réduction des indicateurs comme cause d'erreur des mesures colorimétriques du pH. C. R. Soc. Biol., t. 94, p. 289.

- REISS, P. 1926b. Le pH intérieur cellulaire. Les Presses universitaires, Paris.
- REMOTTI, E. 1928. Ricerche sulla biologia sessuale dei Pesci. Studio biochimico in *Gambusia holbrooki*. Publ. della Stazione Zool. di Napoli, t. 9, p. 15 (1929).
- RIDDLE, O. 1912. Preliminary chemical studies on male and female-producing eggs of pigeons. Science, t. 35, p. 462.
- RIDDLE, O. 1914. The determination of sex and its experimental control. Bull. Amer. Ac. Med., t. 15, p. 265.
- RIDDLE, O. 1917. The theory of sex as stated in terms of results of studies of pigeons. Science, t. 46, p. 19.
- RIDDLE, O. 1918. A demonstration of the origin of two pairs of female identical twins from two ova of high storage metabolism. Journ. exp. Zool., t. 26, p. 227.
- RIDDLE, O. 1920. Differential survival of male and female embryos in increased and decreased pressures of oxygen. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., t. 18, p. 88.
- RIDDLE, O. 1923a. Suprarenal hypertrophy coincident with ovulation. Amer. Journ. Physiol., t. 66, p. 332.
- RIDDLE, O. 1923b. On the cause of twinning and abnormal development in birds. Amer. Journ. Anat., t. 32, p. 199.
- RIDDLE, O. 1927a. Proof and Implications of complete sex-transformation in animals. Experimentalforschung und Biologie, t. 1, p. 193.
- RIDDLE, O. 1927b. The quantitative theory of sex. Science, t. 65, p. 139.
- RIDDLE, O. 1927c. The quantitative theory of sex. Science, t. 66, p. 169.
- RIDDLE, O. 1928. Sex and seasonal differences in weight of liver and spleen. Proc. Soc. exp. Biol. and med., t. 25, p. 474.
- RIDDLE, O. 1929. Some interrelations of sexuality. Reproduction and internal secretion. Journ. of the Americ. medic. Associat., t. 92, p. 943.
- RIDDLE, O. 1924. A case of complete sex reversal in the adult pigeon. Amer. nat., t. 58, p. 167.
- RIDDLE, O. and BURNS, F. H. 1927. Studies on the physiology of reproduction in birds. XXII. Blood fat and phosphorus in the sexes and their variations in the reproductive cycle. Amer. Journ. Physiol., t. 81, p. 711.
- RIDDLE, O. and FISCHER, W. S. 1925. Seasonal variation of thyroid size in Pigeon. Amer. Journ. Physiol., t. 72, p. 464.
- RIDDLE, O. and HARRIS, J. A. 1918. Note on the relation of blood fat to sex and on the correlation between blood fat and egg production in the domestic fowls. Journ. biol. chem., t. 34, p. 161.
- RIDDLE, O. and HONEYWELL, H. E. 1923. Increased blood sugar coincident with ovulation in various kinds of pigeons. Amer. Journ. Physiol., t. 66, p. 340.

- RIDDLE, O. and HONEYWELL, H. E. 1924. Studies on the physiology of reproduction in birds. XVI. The normal blood-sugar of Pigeons and its relation to age, sex, species and certain diseases. *Amer. Journ. Physiol.*, t. 67, p. 317.
- RIDDLE, O. and HONEYWELL, H. E. 1925. Blood calcium in relation to sex in Pigeons. *Proc. soc. exp. Biol. med.*, t. 22, p. 222.
- RIDDLE, O. and REINHART, W. H. 1926. Blood calcium changes in the reproductive cycle. *Amer. Journ. Physiol.*, t. 76, p. 660.
- RIDDLE, O. and REINHART, W. H. 1927a. Is the MANOILOV reaction a better test for metabolic level than for sex? *Proc. soc. exp. Biol. med.*, t. 24, p. 359.
- RIDDLE, O. and REINHART, W. H. 1927b. The influence of activity on the MANOILOV reaction in blood and tissue extracts. *Amer. Journ. Physiol.*, t. 81, N° 2.
- ROBSON, G. 1911. The effect of *Sacculina* upon the fat metabolism of its host. *Quart. Journ. mic. sc.*, t. 57, p. 257.
- ROCHE, J. 1925a. La respiration des tissus dans l'avitaminose et l'inanition. *C. R. Ac. sc.*, t. 180, p. 467.
- ROCHE, J. 1925b. La respiration des tissus. II. Avitaminose et inanition. *Arch. intern. Physiologie*, t. 24, p. 413.
- ROCHE, J. 1928. Des variations du rapport C/N urinaire du Rat au cours de l'inanition et de la carence en facteur B. *C. R. Soc. Biol.*, t. 99, p. 671.
- ROCHE, J. 1929. Du rôle de l'inanition dans la mort par carence en facteur B. Remarques sur les variations du rapport C/N urinaire au cours de l'avitaminose B chez le Rat. *C. R. Soc. Biol.*, t. 100, p. 849.
- ROELLI, P. 1923. Die Aktivierung der in vitro Atmung durch Muskelkochsaft, untersucht an verschiedenen Gewebarten von gesunden Tauben, Beriberitauben und Hungertauben. *Zeitschr. Physiol. Chem.*, t. 129, p. 284.
- ROHR, K. 1923. Vergleichende Untersuchungen über die Atmungsgröße verschiedener Gewebarten und ihren Gehalt an Vitaminfaktor B. *Zeitschr. f. Physiol. Chem.*, t. 129, p. 248.
- ROQUES, X. 1911. Recherches biométriques sur l'influence du régime alimentaire chez l'Insecte *Limnophilus flavicornis*. *C. R. Ass. Franc. av. sc. Dijon*, p. 114.
- ROSENWALD, L. 1926. Vermehrte Milchsäure, Ausscheidung durch den Harn bei der Avitaminose als Beweis für die Störung des Kohlehydratstoffwechsels und die Beeinflussung dieser Milchsäureausscheidung durch Insulin. *Bioch. Zeitschr.*, t. 168, p. 324.
- ROSTAND, J. 1924. Sur l'intersexualité des Phasmes. *C. R. Soc. Biol.*, t. 91, p. 448.
- ROSTAND, J. 1929. Les chromosomes artisans de l'hérédité et du sexe. Hachette, Paris.

- RUSSEL, E. S. 1923. Report on seasonal variation in the chemical composition of Oysters. Fishery Investigations, London, t. 6.
- RUSO, G. 1907. Metodi adoperati per aumentare artificialmente la produzione del sesso femminile dei Conigli. C. R. della R. Ac. dei Lincei, t. 16.
- RUSO, G. 1909. Sulla cromolisi delle cellule della granulosa durante il dignino e suo significato della differenziazione sessuale del ovo del Mammiferi. Nota 2. Atti del Ac. Gioenia di sc. nat. in Catania, t. 2.
- RUSO, G. 1912. Aumento dei granuli protoplasmatici nell'ooite dell'Coniglio iniettate con lecitina. loro diminuzione nelle Coniglie digiunanti e loro natura lipoide e mitocondriale. Arch. f. Zellforsch., t. 8.
- RUSO, G. 1926a. Ricerche sulla costituzione chimica delle ghiandole genitali. I. gli aminoacidi del testicolo di *Strongylocentrotus lividus* in diversi periodi del ciclo funzionale dell'organo. Archivio, di scienz. biolog., t. 8, p. 161.
- RUSO, G. 1926b. II. Gli aminoacidi dell'ovario di *Strongylocentrotus lividus* in diversi periodi del ciclo funzionale dell'organo. Archivio di sc. biolog., t. 8, p. 293.
- SAKURAI, E. et KABISMA, H. 1923. The basal metabolism in vitamin B starvation and in beriberi. Jap. med. World, t. 3, p. 102.
- SALLER, K. 1927. Die Geschlechtsverschiedenheiten am Skelett von *Rana temporaria*. Arch. f. Entwicklungsmech., t. 110, p. 450.
- SALT, G. 1927. The effects of stylopization on aculeate Hymenoptera. Journ. exp. Zool., t. 48, p. 233.
- SAND, K. 1922. L'hermaphrodisme expérimental. Journ. phys. pathol. génér., t. 20, p. 472.
- SANTOS, J. K. Differentiation among chromosomes in *Elodea*. Bot. gaz., t. 75, p. 42.
- SANTOS, J. K. 1924. Determination of sex in *Elodea*. Bot. gaz., t. 77, p. 353.
- SARTORY, A., SARTORY R. et MEYER, J. 1927. Recherches sur les causes de l'apparition du périthèce chez l'*Aspergillus Fresenius*. C. R. Ac. sc., t. 184, p. 1020.
- SARTORY, A., SARTORY, R. et MEYER, J. 1928. Influence du radium sur la production des zygosporos chez *Mucor spinosus* VAN TIEGHEN (*Zygorynchus spinosus*). C. R. Ac. sc., t. 186, p. 1010.
- SATINA, S. and BLAKESLEE, A. F. 1925. Studies on biochemical differences between (+) and (—) sexes in Mucors. Proceed. of nat. Ac. sc., t. 11, p. 528.
- SATINA, S. and BLAKESLEE, A. F. 1926a. Studies on biochemical differences between (+) and (—) sexes in Mucors. 2. A preliminary report on the MANOÏLOV reaction and other tests. Proc. of nat. Ac. sc., t. 12, p. 191.
- SATINA, S. and BLAKESLEE, A. F. 1926b. Biochemical differences between sexes in green plants. Proceed. of Nat. Ac. sc., t. 12, p. 197.

- SATINA, S. and BLAKESLEE, A. F., 1926c. The mucor parasite *Parasitella* in relation to sex. *Proceed. of Nat. Ac. sc.*, t. 12, p. 202.
- SATINA, S. and BLAKESLEE, A. F. 1927. Further studies on biochemical differences between sexes in Plants. *Proceed. of nat. Ac. sc.*, t. 13, p. 115.
- SATINA, S. and BLAKESLEE, A. F. 1928a. Studies of the biochemical differences between sexes in Mucors. 4. Enzymes which act upon Carbohydrates and their Derivatives. *Proceed. of nat. Ac. sc.*, t. 14, p. 229.
- SATINA, S. and BLAKESLEE, A. F. 1928b. Studies on biochemical differences between sexes in Mucors. *Proceed. nat. Ac. sc.*, t. 14, p. 308.
- SATINA, S. and DEMEREC, M. 1925. MANOÏLOV's reaction for identification of the sexes. *Science*, t. 62, p. 225.
- SCHACKE, M. A. 1919. A chromosome difference between the sexes of *Sphaerocarpus texanus*. *Science, N. S.*, t. 49, p. 218.
- SCHAEFFER, G., FONTÈS, G., LE BRETON, E., OBERLING, C., THIVOLLE, L. 1928. Recherches physiologiques sur les levains minéraux. *Bull. soc. sci. Hygiène alim.*, t. 16, N° 1, p. 1 et N° 2, p. 49.
- SCHAEFFER, G., FONTÈS, G., LE BRETON, E., OBERLING, C., THIVOLLE, L. 1929. A propos de l'action physiologique des levains minéraux à base d'alun. *Bull. soc. sci. Hygiène alim.*, t. 17, N° 2, p. 74.
- SCHAFFNER, J. H. 1918. The expression of sexual dimorphism in heterosporous sporophytes. *Ohio. Journ. sc.*, t. 18, p. 101.
- SCHAFFNER, J. H. 1919. The nature of the dioecious condition in *Morus alba* and *Salix amygdaloides*. *Ohio. Journ. sc.*, t. 19, p. 409.
- SCHAFFNER, J. H. 1921. Influence of environment on sexual expression in hemp. *Botan. Gaz.*, t. 71, p. 197.
- SCHAFFNER, J. H. 1925. Sex determination and sex differentiation in the higher plants. *Amer. nat.*, t. 59, p. 115.
- SCHAFFNER, J. H. 1927. Sex and Sex-determination in the light of observations and experiments on dioecious plants. *Amer. nat.*, t. 61, p. 319.
- SCHIMIZU, K. I. 1924. Experimentelle Untersuchungen über die Kohlenstoffausscheidung durch den Harn in der Norm, bei der Avitaminose, der Unterernährung und dem Hunger, zugleich ein Beitrag zur Energetik im menschlichen und tierischen Körper. *Bioch. Zeitschr.*, t. 153, p. 424.
- SCHLEIP, W. 1911. Das Verhalten des Chromatins bei *Rhabdonema nigrovenosum*. *Arch. f. Zellforsch.*, t. 7.
- SCHLICHER, J. 1927. Vergleichende physiologische Untersuchungen der Blutkörperchenzahlen bei Knochenfischen. *Zool. Jahrb. Physiol.*, t. 43, p. 121.
- SCHMIDT, A. A. und PEREWOSKAJA, N. O. 1926. Physiologisch-chemische Begründung der MANOÏLOWSchen Reaktion. *Bioch. Zeitschr.*, t. 176, p. 198.



- SCHOPFER, W. H. 1927a. Recherches sur la sexualité des Mucorinées hétérothalliques. C. R. Soc. phys. hist. nat., Genève, t. 44, p. 75.
- SCHOPFER, W. H. 1927b. Recherches sur l'influence du milieu nutritif sur la formation des zygotes chez les Mucorinées hétérothalliques. C. R. Soc. phys. hist. nat. Genève, t. 44, p. 116.
- SCHOPFER, W. H. 1927c. Influence du jeûne en azote et en sucre de l'un des deux sexes de *Mucor hiemalis* sur la formation des zygotes. Act. soc. helv. sc. nat., 108<sup>e</sup> session, p. 173.
- SCHOPFER, W. H. 1928a. Recherches sur le dimorphisme sexuel biochimique. C. R. Soc. phys. hist. nat. Genève, t. 45, p. 14.
- SCHOPFER, W. H. 1928b. Recherches sur la sexualité des Champignons. Le problème de la biochimie sexuelle. Thèses sciences Genève.
- SCHRATZ, E. 1926. Zur Frage der Geschlechtsdiagnose auf Grund chemischer Reaktionen. Bioch. Zentralbl., t. 46, p. 727.
- SCHRATZ, E. 1928a. Die MANOÏLOFF-Reaktion, ihre chemische und physiologische Begründung. Ergebnisse der Biologie, t. 3, p. 228.
- SCHRATZ, E. 1928b. Untersuchungen über die Geschlechterverteilung bei *Equisetum arvense*. Biol. Zentralbl., t. 48, p. 617.
- SCHREIBER, E. 1925. Zur Kenntnis der Physiologie und Sexualität höherer Volvocales. Zeitschr. f. Botan., t. 17, p. 337.
- SCHTZEGLWA. 1924. Détermination du sexe d'après la réaction chimique du sang (en russe). Wratscheb. Gaseta, N° 5, p. 108.
- SCHWARTZ. 1927. Die Zygoten von *Phycomyces nitens*. Untersuchungen über die Bedingungen ihrer Bildung und Keimung. Flora, N. F., t. 21, p. 1.
- SEEMANN, H. 1926. Sur l'hermaphroditisme expérimental et l'antagonisme entre les glandes sexuelles. C. R. Soc. Biol., t. 94, p. 1219.
- SELMEIM, H. 1925. Vermännlichung und Wiederverweiblichung bei einem ausgewachsenen Individuum. Zeitschr. f. mik. anat. Forsch., t. 3, p. 382.
- SEMICHON, L. 1911. Le cycle hétérogonique de *Pterocallis tiliae* et la présence de la chlorophylle. C. R. Ac. sc., t. 153, p. 974.
- SEMICHON, L. 1928. Les enclaves albuminoïdes et la maturité des deux sexes chez les Malacodermes. C. R. Soc. Biol., t. 99, p. 1958.
- SEXTON, E. W. and HUXLEY, J. S. 1921. Intersexes in *Gammarus chevreuxi* and related forms. Journ. marin. biol. assoc. Plymouth, t. 12, p. 506.
- SHINODA, G. 1924. Studien über intermediären Kohlenhydratumsatz im Hunger und Avitaminose II. Bioch. Zeitschr., t. 149, p. 1.
- SHULL, A. F. 1911. Studies in the life cycle of *Hydatina senta*. II. The role of temperature of the chemical composition of the medium and of internal factors upon the ratio of parthenogenetic to sexual forms. Journ. exp. Zool., t. 10, p. 117.
- SHULL, A. F. 1912. Studies in the life cycle of *Hydatina senta*. III. Internal factors influencing the proportion of male producers. Journ. exp. Zool., t. 12, p. 283.

- SHULL, A. F. 1915a. Inheritance in *Hydatina senta*. II. Characters of the females and their parthenogenetic eggs. Journ. exp. Zool., t. 18, p. 145.
- SHULL, A. F. 1915b. Periodicity of male production in *Hydatina senta*. Biol. Bull., t. 28, p. 187.
- SHULL, A. F. 1918a. Effects of environment upon inherited characters in *Hydatina senta*. Biol. Bull., t. 34, p. 335.
- SHULL, A. F. 1918b. Relative effectiveness of food, oxygen, and other substances in causing or preventing male-production in *Hydatina*. Journ. exp. Zool., t. 26, p. 521.
- SHULL, A. F. et LADOFF, S. 1916. Factors affecting male-production in *Hydatina*. Journ. exp. Zool., t. 21, p. 127.
- SIMONNET, H. 1925. Le facteur liposoluble A, la croissance et la reproduction. Thèses, sciences, Paris.
- SINÉTY, R. DE. 1901. Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. La Cellule, t. 19.
- SINOTO, Y. 1924. On chromosome behaviour and sex determination in *Rumex acetosa*. The bot. magaz. Tokyo, t. 38, p. 153.
- SKARYNSKA-GUTOWSKA, M. 1928. Action physiologique de la vitamine B. Phénomènes circulatoires et respiratoires. C. R. Soc. Biol., t. 98, p. 1375.
- SLONAKER, J. R. and CARL, T. A. 1923a. The effect of a restricted diet. On growth. Amer. Journ. Physiol., t. 63, p. 503.
- SLONAKER, J. R. and CARL, T. A. 1923b. The effects of a restricted diet. V. On mortality, cannibalism and the sex-ratio. Amer. Journ. Physiol., t. 64, p. 297.
- SMITH, G. 1905. Note on a Gregarine (*Aggregata inachi*) which may cause the parasitic castration of its host (*Inachus dorsettensis*). Mit. Zool. Stat. zu Naepel, t. 17, p. 406.
- SMITH, G. 1906. The Rizocephale Fauna and Flora des Golfes von Naples. Monographie N° 29.
- SMITH, G. 1910. Studies in the experimental analysis of sex. Part 7. Sexual changes in the blood and liver of *Carcinus moenas*. Quart. Journ. mic. sc., t. 57, p. 251.
- SMITH, G. 1911. Some recent work on sex. Rep. 80<sup>th</sup> meet. Assoc. ad. sc. Portsmouth, t. 44.
- SMITH, G. 1913. Studies in the experimental analysis of sex. Part X. The effect of *Sacculina* on the storage of fat and glycogen and on the formation of pigment by its host. Quart. Journ. mic. sc., t. 59, p. 267.
- SMITH, G. 1914. The effect of reproductive cycle on glycogene and fat metabolism in Crustacea. Rep. 83<sup>th</sup> meet. British Ass. adv. sc. Birmingham, p. 670.

- SMITH, G. 1915. The life cycle of Cladocera with remarks on the physiology of growth and reproduction in Crustacea. *Proceed. Roy. soc. série B*, t. 88, p. 418.
- SMITH, G. and HAMM, A. M. 1915. Studies in the experimental analysis of sex. Part 11. On stylops and stylopisation. *Quart. Journ. mic. sc.*, t. 60, p. 435.
- SMITH, G. and SCHUSTER, E. 1912. Studies in the experimental analysis of sex. Part 8. On the effects of the removal and transplantation of the gonad in the frog *Rana fusca*. *Quart. Journ. mic. sc.*, t. 57, p. 439.
- SMITH, H. M. 1925. Cell size and metabolic activity in Amphibia. *Biol. Bull.*, t. 48, p. 347.
- SMITH, P. E. 1926. Hastening development of female genital system by daily homoplastic pituitary transplants. *Proc. Soc. exp. Biol. a. med.*, t. 24, p. 131.
- SOUBA, A. J. 1923. Influence of the antineuritic vitamin upon the internal organs of single comb white leghorn cockerels. *Amer. Journ. Physiol.*, t. 64, p. 181.
- SOUVILLE, G. 1925. Observations sur le dimorphisme sexuel de *Mercurialis annua*. *Rev. gén. Botan.*, t. 37, p. 49.
- SPÄRCK, R. 1922. The condition of sex-change in the Oyster. *Nature*, octob. 1922, p. 480.
- SPÄRCK, R. 1924. Studies on the biology of the Oyster (*O. edulis*) in the Limfjord, with special reference to the influence of temperature on the sex-change. Report of the Danish Biolog. Stat. Copenhagen, t. 30, p. 1.
- SPITSCHAKOFF. 1912. *Lysmata seticaudata* als Beispiel eines echten Hermaphroditismus bei den Decapoden. *Zeitschr. wiss. Zool.* 1912, p. 190.
- SPRECHER, A. 1913. Recherches sur la variabilité des sexes chez *Cannabis sativa* L. et *Rumex acetosa* L. *Ann. sc. nat. Botan.* 9<sup>e</sup> série, t. 17, p. 255.
- STECHE, O. 1911. Beobachtung über Geschlechtsunterschiede der Hämolymphe der Insektenlarven. *Verhandl. d. deutsch. zool. Ges.*, t. 5, p. 27.
- STECHE, O. 1912a. Die «sekundären» Geschlechtscharaktere der Insekten und das Problem der Vererbung des Geschlechtes. *Zeitschr. f. induct. Abstam. u. Vererb.*, t. 8, p. 284.
- STECHE, O. 1912b. Beobachtungen über Geschlechtsunterschiede der Hämolymphe von Insektenlarven. *Verh. der Deutsch. Zool. Ges.* 1912.
- STEELE, DEWEY, G. and ZEIMET, A. L. 1926. A chemical test for sex. *Amer. Journ. physiol.*, t. 76, p. 230.
- STEINACH, E. 1910. Geschlechtstrieb und echte sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. *Zentralbl. f. Physiol.*, t. 24, p. 551.

- STEINACH, E. 1911. Umstimmung des Geschlechtscharakters bei Säugtieren durch Austausch der Pubertätsdrüsen. *Zentralbl. f. Physiol.*, t. 25, p. 723.
- STEINACH, E. 1912. Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche. *PFLÜGERS Arch. f. die gesam. Physiol.*, t. 144, p. 71.
- STEINACH, E., DOHRN, M., SCHOELLER, W., HOLWEG, W. und FAURE, M. 1928. Über die biologischen Wirkungen des weiblichen Sexualhormons. *PFLÜGERS Archiv*, t. 219, p. 306.
- STEINACH, E., KUN, H. und HOLWEG, W. 1928. Reaktivierung des senilen Ovars und des weiblichen Gesamtorganismus auf hormonalen Wege. *PFLÜGERS Archiv*, t. 219, p. 325.
- STEINER, G. 1923. Intersexes in Nematodes. *Journ. Heredity*, t. 14, p. 147.
- STEVENS, F. L. 1928. The sexual stage of fungi induced by ultraviolet rays, *Science*, May 1928.
- STIEVE, H. 1925. Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen. V. Weitere Untersuchungen und Versuche an männlichen und weiblichen Gänsen sowie an Haushähnen. *Zeitschr. f. mik. anat. Forsch.*, t. 5, p. 463.
- STOLTE, H. A. 1921. Untersuchungen über experimentell bewirkte Sexualität bei Naiden. *Biol. Zentralbl.*, t. 41, p. 535.
- STOLTE, H. A. 1928. Analyse der Bedingungen für Knospung und Sexualität bei *Hydra attenuata*. *Biol. Zentralbl.*, t. 48, p. 273.
- STONER, W. H. 1923. Notes on basal metabolism. *Bost. med. a. surg. Journ.*, t. 189, p. 193 et p. 232 et t. 191, p. 1026 (1924).
- STRASSBURGER. 1900. Versuche mit dioischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. *Biol. Zentralbl.*, t. 20, p. 725.
- STRAUSS, J. 1911. Die chemische Zusammensetzung der Arbeitsbienen und Drohnen während ihrer verschiedenen Entwicklungsstadien. *Zeitschr. f. Biol.*, t. 56, p. 347.
- STRICKER, P. et GRUETER, F. 1928. Action du lobe antérieur de l'hypophyse sur la montée laiteuse. *C. R. Soc. Biol.*, t. 99, p. 1978.
- STURTEVANT, A. H. 1920. Intersexes in *Drosophila simulans*. *Science*, 1920.
- SUAT, F. 1925. Quel renseignements peut on demander au métabolisme basal dans un service de tuberculeux. *Progrès médical* N° 29, p. 1082.
- SULLIVAN, M. X. 1925. Some applications of the cysteine reaction. *Journ. Biol. Chem.*, t. 63.
- SURE, B. 1924. The existence of a specific vitamin for reproduction. *Journ. Biol. chem.*, t. 58, p. 693.
- SWINGLE, N. W. 1917. The effect of inanition upon the development of the germ glands of germ cells of frog larvae. *Journ. exp. Zool.*, t. 24, p. 545.

- SWINGLE, N. W. 1922. Is there a transformation of sex in Frogs? Amer. nat., t. 56.
- SYMANEK, J. 1927. Contribution à l'étude du *Phytophthora infestans*, parasite de la pomme de terre. Ann. des Epiphyties, 1927, p. 213.
- TAUSON, A. 1926. Über die Wirkung des Mediums auf das Geschlecht des Rotators *Asplanchna intermedia*. Arch. f. Entwicklungsmech., t. 17, p. 355.
- TERROINE, E. F. et BARTHÉLÉMY, H. 1921a. Composition de l'œuf de grenouille rousse (*Rana fusca*) à l'époque de la ponte. C. R. Ac. sc., t. 173, p. 611.
- TERROINE, E. F. et BARTHÉLÉMY, H. 1921b. De l'existence de rapports biométriques entre la grenouille rousse (*Rana fusca*) et ses œufs à l'époque de la ponte. C. R. Ac. sc., t. 173, p. 740.
- TERROINE, E. F. et BARTHÉLÉMY, H. 1922a. Avitominose et inanition. C. R. Ac. sc., t. 175, p. 721.
- TERROINE, E. F. et BARTHÉLÉMY, H. 1922b. Avitominose et inanition. Arch. Intern. Physiol., t. 20, p. 62.
- TERROINE, E. F. et BARTHÉLÉMY, H. 1923a. La composition des œufs au cours de l'ovogenèse chez la Grenouille rousse. C. R. Ac. sc., t. 176, p. 1757.
- TERROINE, E. F. et BARTHÉLÉMY, H. 1923b. La composition des organismes au cours de l'ovogénèse chez la Grenouille rousse *Rana fusca*. C. R. Ac. sc., t. 177, p. 358.
- TERROINE, E. F. et BELIN, P. 1927. Influence de l'alimentation sur la composition quantitative de l'œuf de Poule. Bull. soc. chim. biol., t. 9, p. 1074.
- TERROINE, E. F. et ZUNZ, E. 1925. Le métabolisme de base. Les Presses universitaires. Paris.
- THOMAS, R. H. and HUXLEY, J. S. 1927. Sex-ratio in Pheasant species-crosses. Journ. of genetics, t. 18, p. 234.
- TOURNOIS, J. 1909. Sur quelques anomalies florales de *Humulus japonicus*. Bull. museum hist. nat., t. 16, p. 331.
- TOURNOIS, J. 1911. Anomalies florales du Houblon japonais et du Chanvre déterminées par des semis hâtifs. C. R. Ac. sc., t. 153, p. 1017.
- TOURNOIS, J. 1912a. Influence de la lumière sur la floraison du Houblon japonais et du Chanvre. C. R. Ac. sc., t. 155, p. 297.
- TOURNOIS, J. 1912b. Anomalies sexuelles provoquées chez le Houblon japonais et le Chanvre par une diminution de la transpiration. C. R. Soc. Biol., t. 73, p. 721.
- TOURNOIS, J. 1914. Études sur la sexualité du Houblon. Thèses sciences. Paris.
- TRILLARD, M. 1924. Sur l'élevage en culture pure d'un Crustacé cladocère *Daphnia magna*. C. R. Ac. sc., t. 179, p. 1090.



- TREILLARD, M. 1925. *Daphnia magna* St., en culture pure. Perennité de la parthénogenèse; nécessité de facteurs bactériens pour l'apparition des formes sexuées. C. R. Soc. Biol., t. 93, p. 1354.
- TRUFFI, G. 1927. Influenza della castrazione e del trapianto delle gonadi eterosessuali sul numero delle emazie C sulla quantità di emoglobina. Bull. soc. di Biol. sper., p. 836.
- TUROBINSKI, T. J. 1928. Contribution à l'étude du métabolisme du carbone au cours de l'avitaminose B. Thèses pharmacie. Paris.
- VANDEL, A. 1920. Sur la reproduction des Planaires et sur la signification de la fécondation chez les animaux. C. R. Ac. sc., t. 171, p. 125.
- VANDEL, A. 1921. Recherches expérimentales sur le mode de reproduction des Planaires triclades paludicoles. Bull. Biol. France et Belgique, t. 55, p. 343.
- VANDEL, A. 1922. La Spanandrie (disette de mâles) géographique chez un Isopode terrestre. C. R. Ac. sc., t. 174, p. 1742.
- VANDEL, A. 1924a. Le déterminisme du développement des oostégites et des caractères sexuels secondaires temporaires des Crustacés. C. R. Ac. sc., t. 178, p. 974.
- VANDEL, A. 1924b. La Spanandrie (disette de mâles) géographique chez un Crustacé Branchiopode *Lepidurus apus*. C. R. Ac. sc., t. 178, p. 1759.
- VANDEL, A. 1925. *Planaria subtentaculata* n'est qu'une race asexuée de *Planaria gonocephala*. Bull. Biol. France et Belgique, t. 59, p. 498.
- VANDEL, A. 1927. Modifications déterminées par un nématode du genre *Mermis* chez les ouvrières et les soldats de la Fourmi *Pheidole pallidula*. Bull. Biol. France et Belgique, t. 61, p. 38.
- VANDEL, A. 1928. La Parthénogenèse géographique. Contribution à l'étude biologique et cytologique de la Parthénogenèse naturelle. Bull. Biol. France et Belgique, t. 62, p. 164.
- VANDEL, A. 1930. La production d'intercastes chez la Fourmi *Pheidole pallidula*, sous l'action des parasites du genre *Mermis*. C. R. Ac. sc., t. 190, p. 770.
- VANDENDRIES, R. 1925. Les mutations sexuelles des Basidiomycètes. Anvers 1925. Voir aussi Bull. soc. mycol. de France, 1924 à 1928.
- VAN DER STRICHT, R. 1911. Vittellogenèse dans l'ovule de Chatte. Arch. de Biologie, t. 26, p. 435.
- VANEY, C. et MAIGNON, F. 1906a. Contribution à l'étude physiologique des métamorphoses du Ver à soie. Rapports du Laboratoire d'études de la soie, t. 12, p. 1.
- VANEY, C. et MAIGNON, F. 1906b. Influence de la sexualité sur la nutrition du *Bombyx mori*. C. R. Ass. franc. p. avancement. sciences. 35<sup>e</sup> session Lyon, p. 465.
- VAN TIEGHEM. 1875. Nouvelles recherches sur les Mucorinées. Ann. sc. nat. Botanique série 6, t. 1, p. 5.

- VAN TIEGHEM. 1876. Troisième mémoire sur les Mucorinées. Ann. sc. nat. Botan. série 6, t. 4, p. 312.
- VATRIN, J. 1929. Influence du lobe antérieur de l'hypophyse sur le tractus génital chez le cobaye. C. R. Soc. Biol., t. 101, p. 1198.
- VELLINGER, E. 1926. Recherches potentiométriques sur le potentiel d'oxydation-réduction de l'œuf d'oursin (*Paracentrotus lividus*). C. R. Soc. Biol., 1926.
- VLÈS, F. 1924a. Recherches sur les propriétés physicochimiques des produits sexuels de l'oursin. Arch. de Physique biologique, t. 3, p. 42.
- VLÈS, F. 1924b. Recherches sur le pH intérieur cellulaire. Arch. de Physique biologique, t. 4, p. 1.
- VLÈS, F. 1926. Microcolorimètre pour les mesures microscopiques de pH ou de rH. C. R. Soc. Biol., t. 94, p. 879.
- VLÈS, F. et NOUEL, S. 1921. Propriétés physicochimiques des produits sexuels de l'oursin. Arch. Physi. biologique, t. 1, p. 301.
- VOÏNOW, D. 1925. Les éléments sexuels de *Gryllotalpa vulgaris*. Arch. zool. exp. et générale, t. 63, p. 437.
- VOLTERRA D'ANCONA, L. 1927. Ricerche in cultura su Dafnie pelagiche. Boll. Pesca Piscic. et Hydrob., t. 3, p. 69.
- VORONOFF, S. 1926. Étude sur la vieillesse et le rajeunissement par la greffe. Doin, Paris.
- WALTER, E. 1922. Über die Lebensdauer der freilebenden Süßwasser-Cyclopiden und andere Fragen ihrer Biologie. Zool. Jahrb. Syst., t. 44, p. 375.
- WANN, F. B. 1925. Some of factors involved in the sexual reproduction of *Marchantia polymorpha*. Amer. Journ. of Botany, t. 12, p. 307.
- WARNER, D. E. and EDMOND, H. D. 1917. Blood fat in domestic fowls in relation to egg production. Journ. of biol. chem., t. 31, p. 281.
- WARNER, D. E. and EDMOND, H. D. 1918. Blood fat in fowls. Journ. of biol. chem., t. 34, p. 171.
- WARBURG, O. 1908. Beobachtungen über die Oxydationsprozesse im Seeigeelei. Hoppe-Seilers Zeitschr. für physiol. Chem., t. 57.
- WARBURG, O. 1910. Über die Oxydationen in lebenden Zellen nach Versuchen am Seeigeelei. Hoppe-Seilers Zeitschr. f. physiol. Chem., t. 66.
- WARBURG, O. 1914. Beiträge zur Physiologie der Zelle, insbesondere über die Oxydationsgeschwindigkeit in Zellen. Ergebnisse der Physiologie. 14<sup>e</sup> année.
- WARBURG, O. 1928. Métabolisme cellulaire et métabolisme des tumeurs. F. Alcan, Paris.
- WEBER, A. 1920. Greffe d'œufs de Batraciens Urodèles dans la cavité péritonéale d'adultes de la même espèce. C. R. Soc. Biol., t. 83.
- WEBER, A. 1921a. Recherches sur la toxicité du milieu intérieur des Batraciens Urodèles vis-à-vis de leurs œufs. C. R. Ac. sc., t. 172, p. 1249.

- WEBER, A. 1921b. Greffes d'œufs de Triton dans la cavité péritonéale de Salamandres. C. R. Ac. sc., t. 172, p. 1687.
- WEDEKIND, G. 1927. Zytologische Untersuchungen an *Barroucia Schneideri* (Gametenbildung, Befruchtung und Sporogonie). Ein Beitrag zum Reduktionsproblem. Zeitschr. für Zellf. u. mik. Anat., t. 5, p. 505.
- WEISS, F. 1924. The effect of rustinfection upon the water requirements of wheat. Journ. agri. Res., t. 27, N° 2.
- WELTI, E. 1925. Masculinisation et féminisation de Crapauds par greffes de glandes génitales hétérologues. C. R. Soc. Biol., t. 93.
- WELTI, E. 1928. Evolution des greffes de glandes génitales chez le Crapaud (*Bufo vulgaris*), auto-homo-hétérogreffes. Rev. suisse Zoologie, t. 37, p. 75.
- WERTHEIMER, E. 1928. Stoffwechselregulationen. XI. Über die Sonderstellung der Eizelle im Stoffverbrauch. PFLÜGERS Archiv, t. 121, p. 119.
- WHEELER, W. M. 1928. Mermis parasitism and intercastes among ants. Journ. exp. Zool., t. 50, p. 165.
- WHITNEY, D. D. 1914. The influence of food in controlling sex in *Hydatina senta*. Journ. exp. Zool., t. 17, p. 545.
- WHITNEY, D. D. 1916. The control of sex by food in five species of Rotifers. Journ. exp. Zool., t. 20, p. 263.
- WHITNEY, D. D. 1917. The relative influence of food and oxygen in controlling sex in rotifers. Journ. exp. Zool., t. 24, p. 101.
- WILKINS, S. D. and DUTCHER, R. A. 1920. The relation of vitamins to the development of sex organs in cockerels. Science (1920), p. 383.
- WILLIER, B. H. 1927. Is embryonic sex differentiation in the chick modifiable by sex hormones of engrafted gonads? Anat. Rec., t. 37, p. 163.
- WILLIER, B. H. and ELIOT, C. YUH. 1928. The problem of sex differentiation in the chick embryo with reference to the effects of gonad and no gonad grafts. Journ. of exp. Zool., t. 52, p. 65.
- WILSON, E. B. 1925. The cell in development and heredity. New York, 1925.
- WITSCHI, E. 1914a. Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana temporaria*. Arch. mik. Anat., t. 85.
- WITSCHI, E. 1914b. Studien über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. Arch. mik. Anat., t. 86.
- WITSCHI, E. 1921a. Der Hermaphroditismus der Frösche und seine Bedeutung für das Geschlechtsproblem und die Lehren von der inneren Sekretion der Keimdrüsen. Arch. f. Entwicklungsmech., t. 49.
- WITSCHI, E. 1921b. Development of gonads and transformation of sex in the Frog. Amer. nat., t. 55, p. 529.

- WITSCHL, E. 1922. Vererbung und Zytologie des Geschlechts nach Untersuchungen an Fröschen. Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Ver., t. 29.
- WITSCHL, E. 1923. Über die genetische Konstitution der Froschzwitter. Biol. Zentralbl., t. 43, p. 83.
- WITSCHL, E. 1924. Die Beweise für die Umwandlung weiblicher Jungfrösche in männliche nach uteriner Überreife der Eier. Arch. f. Entwicklungsmech., t. 102, p. 168.
- WITSCHL, E. 1927a. Sex reversal in parabioc twins of the american wood-frog. Biol. Bull., t. 52, p. 137.
- WITSCHL, E. 1927b. Testis grafting in tadpoles of *Rana temporaria* L. and its bearing on the hormone theory of sex determination. Journ. exp. Zool., t. 57, p. 269.
- WITSCHL, E. 1929a. Studies on sex differentiation and sex determination in Amphibians. I. Development and sexual differentiation of the gonad of *Rana sylvatica*. Journ. exp. Zool., t. 52, p. 235.
- WITSCHL, E. 1929b. Studies on sex differentiation . . . II. Sex reversal in female tadpoles of *Rana sylvatica* following the application of high temperature. Journ. exp. Zool., t. 52, p. 267.
- WITSCHL, E. 1929c. Studies on sex differentiation and sex determination in Amphibians. III. Rudimentary hermaphroditism and Y-chromosome in *Rana temporaria*. Journ. exp. Zool., t. 54, p. 157.
- WITSCHL, E. 1929d. Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Tieren. Borntraeger, Berlin (Handbuch der Vererbungswissenschaft).
- WOODRUFF, L. L. 1921. The present state of the long continued pedigree culture of *Paramecium aurelia* at Yale University. Proceed. Nat. ac. of sc., t. 7, p. 41.
- WOODRUFF, L. L. 1925. The physiological significance of conjugation and endomixis in the Infusoria. Amer. nat., t. 59, p. 225.
- WOODRUFF, L. L. 1929. Thirteen thousand generations of *Paramecium*. Proc. exp. Biol. a. med., t. 26, p. 707.
- WURMSER, R. 1926. Le potentiel de réduction des cellules dans son rapport avec l'assimilation chlorophyllienne. C. R. Soc. Biol., t. 95, p. 1237.
- WURMSER, R. 1927. Sur le potentiel apparent des solutions de glucose. C. R. Ac. sc., t. 185, p. 1083.
- YAMPOLSKY, C. 1919. Inheritance of sex in *Mercurialis annua*. Amer. Journ. Bot., t. 6, p. 410.
- YAMPOLSKY, C. 1920. Sex intergradation in the flowers of *Mercurialis annua*. Amer. Journ. Bot., t. 7, p. 95.
- YAOI, H. 1927. Glutathione and reducing power of muscle in vitamin B deficiency. Scient. reports from the Govern. Instit. f. Infectious Diseases Tokyo Imp. Univers., t. 6, p. 277.
- ZAROLSKA, Z. 1928. Recherches histochimiques sur le tissu adipeux des larves et des nymphes de *Tenebrio molitor*. C. R. Ass. anat., 23<sup>e</sup> réunion, Prague, p. 515.

- ZAWADOWSKY. 1922. Das Geschlecht und die Entwicklung der Geschlechtsmerkmale. Moscou.
- ZAWADOWSKY. 1926. Zur Mechanik der Entwicklung der Geschlechtsmerkmale. Tra. Lab. exp. biol. Moscou, t. 2, p. 63.
- ZAWADOWSKY. 1927. Zur Frage der Wechselbeziehungen zwischen Schilddrüse und Geschlechtsdrüsen bei Hühnern. Arch. f. Entwicklungsmech. t. 110, p. 149.
- ZIKES. 1925. Beitrag zur Zygosporienbildung durch äußere Faktoren. Zentralbl. f. Bakter., t. 66, p. 1.
- ZIMMERMANN, W. 1927. Über Algenbestände aus der Tiefenzone des Bodensees zur Ökologie und Soziologie der Tiefseepflanzen. Zeitschr. f. Botan., t. 20, p. 1.
- ZONDEK, B. und ASCHEIM, S. 1927. Das Hormon des Hypophysenvorderlappens. Klin. Woch., t. 6, p. 248.
- ZWEIBAUM, J. 1912. La conjugaison et la différenciation sexuelle chez les Infusoires (ENRIQUES et ZWEIBAUM). V. Les conditions nécessaires et suffisantes pour la conjugaison du *Paramecium caudatum*. Arch. f. Protistenk., t. 26, p. 275.
-



# INDEX ALPHABÉTIQUE DES NOMS LATINS DES GENRES ET ESPÈCES

- Absidia glauca* 64, 144  
*Acer* 170  
*Aenida tamariscina* 316  
*Actinophrys sol* 23, 24, 26  
*Adelina dimidiata* 193, 213  
*Agamermis decaudata* 325  
*Aggregata eberthi* 184, 186, 187, 188, 193, 196, 211, 212, 213  
*Allobophora terrestris* 95  
*Allobophora longa* 95  
*Alnus alnobetula* 157  
*Alysia manducator* 327, 328  
*Ancistrocerus* 301  
*Andrena* 90  
*Andrena chrysoseces* 301  
*Andrena labialis* 301  
*Andropogon hallii* 290, 293  
*Andropogon provincialis* 290, 293  
*Antirrhinum majus* 215, 216, 217, 218  
*Aphelopus theliae* 91, 203  
*Arisaema dracontium* 316, 330  
*Arisaema triphyllum* 316, 329, 330  
*Arum maculatum* 203, 215  
*Ascaris megalocephala* 94, 220, 221, 223  
*Asparagus officinalis* 49  
*Aspergillus Fresenius* 21  
*Aspergillus oryzae* 18  
*Aspergillus Ventii* 18  
*Attacus cynthia* 121  
*Attacus pernyi* 121, 122  
  
*Babiroussa* 40  
*Bacillus Rossii* 352  
*Barrouxia Schneideri* 188  
  
*Begonia* 151  
*Bombyx mori* 88, 89, 107, 109  
*Brachionus bakeri* 323, 346  
*Buchloë dactyloides* 290, 292  
*Bufo lentiginosus* 348  
*Bufo vulgaris* 263, 286, 337  
  
*Calceolaria* 216  
*Cannabis* 138, 141  
*Cannabis gigantea* 314  
*Cannabis indica* 314  
*Cannabis sativa* 151  
*Carausius* 283, 352  
*Carcinus Moenas* 128, 294, 295, 297  
*Carex Davalliana* 49  
*Carica papaya* 336  
*Carpinus betulus* 157, 163  
*Chalcosoma atlas* 35  
*Chara crinita* 352  
*Cheiranthus cheiri* 203, 215, 216  
*Chermes orientalis* 13, 14  
*Chermes pini* 14  
*Chiton tuberculatus* 127  
*Chlamydomonas* 346, 347  
*Chlorella* 345  
*Chlorohydra* 345  
*Celastrus* 170  
*Cervus Muntjac* 40  
*Cloronopsis gallica* 352  
*Clupeus Harengus* 103  
*Coprinus* 205  
*Crepidula plana* 321, 322, 324  
*Cucurbita* 163  
*Cutleria multifida* 352  
*Cyclops viridis* 46  
*Cypris* 352

- Daphnia atkinsoni* 282  
*Daphnia magna* 13, 45, 47, 48, 49, 269, 270, 271, 283  
*Daphnia pullex* 128, 152  
*Debaryomyces* 30  
*Dendrobium nobile* 291  
*Diadema misippus* 35  
*Didinium nasutum* 26  
*Diemictytus pyrrhogaster* 56  
*Diplocystis* 183  
*Diplocystis Schneideri* 188  
*Dodecaceria concharum* 16  
*Drosophila melanogaster* 46, 271, 282  
*Drosophila virilis* 151  
*Dynastes hercules* 35
- Equisetum arvense* 199, 200, 207, 208, 209, 210, 217, 218, 329  
*Equisetum limosum* 199, 200, 201, 217  
*Equisetum maximum* 198, 200, 201, 217  
*Eudorina* 26  
*Eudorina elegans* 11, 26, 346, 347  
*Eupagurus meticulosus* 295  
*Euproctis chrysorrhea* 89  
*Eurotium* 19
- Fagus silvatica* 157, 163  
*Fissidens grandifrons* 11  
*Fraxinus* 170  
*Fucus serratus* 172, 204  
*Fucus vesiculosus* 204
- Gallus* 108  
*Gambusia holbrooki* 60, 61, 62  
*Gammarus chevreuxi* 282  
*Gebia major* 278  
*Gelasinus* 92  
*Geranium Robertianum* 202  
*Ginkgo* 36, 172  
*Glaucoma scintillans* 28  
*Glomerella cingulata* 22  
*Gonium pectorale* 346
- Gonospora* 18  
*Gregarina cuneata* 193, 194, 194, 196, 197, 213  
*Gregarina polymorpha* 193, 194, 195, 196, 197, 213  
*Gryllotalpa vulgaris* 127  
*Gryllus campestris* 88
- Helix pomatia* 219  
*Helleborus niger* 215  
*Hippophaë rhamnoides* 151  
*Hoplia coerula* 34  
*Humulus* 319  
*Humulus japonicus* 316  
*Hydra attenuata* 17
- Inachus mauritanicus* 92, 296
- Juniperus communis* 172
- Karyolysus* 188
- Labrax* 108  
*Lacerta muralis* 308, 364  
*Lacuna palludila* 34  
*Lamyetes fulvicornis* 352  
*Lemna* 16  
*Lepidurus apus* 351, 352  
*Limnophilus flavicornis* 52  
*Liparis dispar* 119  
*Liparis monata* 119  
*Lucilia sericata* 56, 57  
*Lychnis dioica* 290, 293  
*Lymantria dispar* 35, 53, 88, 89, 281, 285, 304, 305, 306, 384  
*Lysimata seticaudata* 278
- Macropodia* 92  
*Maja* 108  
*Marchantia polymorpha* 10, 11, 172  
*Melandrium* 49, 163, 170  
*Melandrium album* 36, 290  
*Melandrium rubrum* 162  
*Melolontha vulgaris* 121

- Mercurialis annua* 37, 163, 172, 176,  
 314, 329, 330, 351  
*Mercurialis perennis* 49  
*Mermis* 309  
*Mermis subnigrescens* 325  
*Miastor metroloas* 15  
*Moina macrocopa* 13, 152  
*Moina rectirostris* 48  
*Morus* 140, 141, 170, 178  
*Morus alba* 314, 316  
*Mucor genevensis* 22  
*Mucor hiemalis* 63, 64, 65, 141, 143,  
 144, 222  
*Mucor racemosus* 141  
*Mucor spinosus* 22  
*Musca domestica* 90  
*Myrica* 170  
*Myrica gale* 314  
*Myrmecophila acervorum* 352  
  
*Nadsonia fulvescens* 23  
*Nina gracilis* 184, 189, 190, 191,  
 192, 193, 194, 196, 211, 213, 214,  
 215, 276  
  
*Ocneria dispar* 88  
*Odynerus* 301  
*Ophiacantha vivipara* 34  
*Orchitophrya stellarum* 18  
*Orygia gonostigma* 88  
*Ostrea edulis* 319  
  
*Papilio dardanus* 285  
*Papilio merope* 35  
*Paracentrotus* 108, 197  
*Paracentrotus lividus* 102  
*Paramecium* 24  
*Paramecium aurelia* 25  
*Paramecium caudatum* 25, 27  
*Paramennis contorta* 325  
*Parasitella* 144  
*Pecten maximus* 279  
*Pediculus capitis* 281  
*Pediculus corporis* 282  
  
*Pelmatohydra oligactis* 273  
*Peltogaster curvatus* 295  
*Periplaneta orientalis* 121  
*Petasis* 37  
*Petasites albus* 162  
*Phasma rossica* 352  
*Pheidole pallidula* 309  
*Phryxus paguri* 295  
*Phycomyces* 178  
*Phycomyces Blakesleeanus* 172  
*Phytophthora infestans* 19  
*Picea orientalis* 13, 14  
*Pieris brassicae* 89  
*Pieris napi* 89  
*Planaria gonocephala* 17  
*Planaria subtentaculata* 17  
*Planaria velata* 17  
*Polycelis cornuta* 16  
*Polytrichum commune* 172  
*Polyxenus lagurus* 352  
*Populus* 151, 170  
*Porthesia similis* 89  
*Portunio moenadis* 297  
*Portunus* 294, 296  
*Proteroiulus fuscus* 352  
*Primula officinalis* 215, 216  
*Puccinia glumarum* 292  
  
*Rana* 108, 384  
*Rana esculenta* 348  
*Rana fusca* 73, 106, 127, 134, 135,  
 280  
*Rana temporaria* 34, 106, 306, 348,  
 353, 383  
*Rana sylvatica* 353  
*Raja clavata* 40  
*Ranunculus repens* 203  
*Rhagonycha fulva* 124  
*Rhamnus* 140, 169, 170, 178  
*Rhizopus* 144  
*Rhodolia rosea* 162  
*Rumex* 138, 140, 163, 170  
*Rumex acetosa* 37, 138, 331, 379  
*Rumex acetosella* 140, 379

- Sabellaria alveolata* 107  
*Saccharomyces marxianus* 39  
*Sacculina carcini* 297  
*Sacculina neglecta* 92, 296  
*Saga serrata* 352  
*Salix* 170  
*Salix purpurea* 155  
*Salmo* 108  
*Sassafras* 170  
*Saturnia pavonia* 120, 121, 122  
*Saturnia pyri* 120, 122  
*Schizosaccharomyces* 30  
*Schvanniomyces* 30  
*Scolopendra cingulata* 298  
*Silene otites* 49  
*Silene Roemerii* 37, 49  
*Simocephalus vetulus* 49  
*Smilax* 170  
*Sphex* 301  
*Sphinx ligustri* 122  
*Sphinx pinastri* 121  
*Spinacia* 170  
*Spirogyra* 101  
*Spirogyra adnata* 11  
*Sporodinia grandis* 19  
*Steinina ovalis* 193, 194, 195, 197  
*Stilpnotia salicis* 89, 305, 364  
*Streptopelia risoria* 342  
*Strongylocentrotus lividus* 104  
*Stylaria lacustris* 15, 16  
*Stylops* 90, 301  
*Stylorynchus longicollis* 193, 213  
*Sus scrofa* 40  
  
*Taxus baccata* 36, 172  
*Telephorus fuscus* 124  
*Tenebrio molitor* 121, 126  
*Thalictrum dasycarpum* 316  
*Thalictrum dioicum* 316  
*Thelia bimaculata* 91, 303, 304, 364  
*Tilletia Buchloeana* 290  
*Tokophrya cyclopum* 29  
*Torpedo* 108  
*Torulaspora Rosei* 30  
*Tribolium confusum* 327, 328, 332  
*Trichoniscus provisorius* 351  
*Triton alpestris* 118, 333, 334, 364  
*Triton cristatus* 287, 333  
*Typhlocyba* 90  
  
*Uroleptus nobilis* 27  
*Urtica dioica* 151  
*Ustilago andropogonis* 290  
*Ustilago antherarum* 290, 293  
*Ustilago caricis* 290  
*Ustilago tritici* 291  
  
*Vaucheria repens* 328  
  
*Xyphophorus Helli* 40, 264, 278  
  
*Zea mays pensylvanica* 337  
*Zea mays proecox* 337  
*Zea mays* var. *pseudoandrogyna* 337  
*Zyoryhynchus moelleri* 22  
*Zygosaccharomyces* 30

## INDEX ALPHABÉTIQUE DES NOMS D'AUTEURS

- Abderhalden 52, 228, 232, 233, 234,  
     235  
 Addis 52  
 Agar 13  
 Ahlgren 234  
 Allard 317  
 Allen 244, 379  
 Alpatov 46, 271  
 Alsterberg 155, 157, 161, 162, 163,  
     166  
 Amar 45, 210, 330, 349, 350  
 Ancel 219  
 Anderson 228, 230, 235  
 André 130, 131  
 Aron 75, 83  
 Arsonval, d' 69  
 Asada 229, 237  
 Ascheim 81  
 Athias 77  
 Aub 249  
 Aubel 194, 206, 210 225  
 Aubertin 206  
 Austin 27  
 Avel 93, 95  
  
**Baillie** 45, 46, 47, 48, 49, 50, 269,  
     270, 271  
 Bainier 19  
 Baker, J. R. 279  
 Baker, L. E. 223, 239  
 Baker, W. 116, 117  
 Baltzer 322, 323  
 Banta 12, 13, 15, 152, 309  
 Barral 204  
 Barta 224, 225  
 Barthélémy 106, 107, 127, 134, 135,  
     235, 236, 280  
 Bary, de 19  
 Bauer 252  
  
 Baumann 259  
 Beaudoin 33  
 Beaumont, de 75, 80, 85, 287, 333,  
     334  
 Beauverie 292, 293  
 Becker 58  
 Beers 25, 26  
 Béhal 370  
 Belar 23, 26  
 Belin 135  
 Benedict 250, 251, 252, 253, 255,  
     260, 261, 262, 263  
 Benoit 75, 85, 283, 284, 288, 289  
 Berguer 63  
 Bernard, C. 68, 69, 373  
 Bernatzki 173, 174, 177, 366  
 Bertrand 103  
 Bezssonoff 18  
 Bialaszewicz 108, 136  
 Bickel 232  
 Biersens de Haan 286, 337, 338  
 Bills 116  
 Bishop 58  
 Blacher 114  
 Blakeslee 62, 63, 140, 141, 142, 144,  
     152, 162, 163, 169, 170, 171, 172,  
     173, 178, 180, 205  
 Blaringhem 337, 377  
 Bliss 46  
 Blum 317  
 Bosch 236, 237  
 Bordage 329, 336  
 Boulanger 153, 161, 165, 167, 168  
 Boveri 223, 380  
 Braddon 231  
 Bradfield 250  
 Bredemann 36  
 Breslauer 64, 141  
 Bridges 282, 380



- Brown 12, 15  
 Brown-Séguard 69, 70  
 Brunet 123  
 Bulliard 42, 75  
 Burgeff 144, 163, 171, 172, 173, 174, 179  
 Burns, F. H. 129, 131, 132  
 Burns, R. K. J. 79  
 Busquet 74, 76  
  
 Cahane 124  
 Calisto 153  
 Calkins 24, 25, 57  
 Camescasse 54  
 Card 262  
 Caridroit 72, 73, 285  
 Carl 52  
 Carman 262, 263  
 Carrel 223  
 Cartledge 63  
 Castle 17, 259  
 Caullery 12, 17, 32, 185, 325, 376  
 Cepède 18  
 Chahovitch 229, 230, 251  
 Champy 32, 41, 75, 85, 87, 332, 333, 334, 335  
 Chatton, E. 27, 28  
 Chatton, M. 27, 28  
 Chaudhuri 104, 357  
 Child 271, 272  
 Chodat 143, 144, 222  
 Christie 324, 325  
 Ciaccio 218, 236  
 Clark 193, 194, 206  
 Cobb 324, 325  
 Collazo 236, 237  
 Collin 28, 39, 389  
 Comas 325  
 Cooper 321  
 Cope 43  
 Cordier 342, 343  
 Corinaldesi 79  
 Cornet 293  
 Correns 32, 36, 37, 49, 174, 366, 375, 376, 377, 381, 382, 383  
  
 Cotte 326  
 Courrier 82, 92, 96, 297  
 Courtois 121  
 Cousin 56  
 Crevo 152, 339, 340, 341, 342, 345  
 Crozier 118, 127  
 Cuénot 183, 278, 330, 376  
 Cunningham 32  
 Czaja 328  
  
 Dahlgren 153  
 Daniel 9  
 Dantan 319  
 Darwin 41, 259  
 Dautrebande 343  
 Davenport 279  
 Davey 314  
 Dehorne 16  
 Della-Valle 182  
 Demerec 151  
 Deuel 229, 230  
 Dewitz 120  
 Dobell 185, 187, 188  
 Dohrn 74  
 Domm 284, 383  
 Doncaster 5, 302, 391, 392  
 Douglas 243  
 Draganesco, A. L. 234  
 Draganesco, St. 234  
 Dragoiu 94  
 Dreyer 250  
 Drummond 233, 234, 243, 245  
 Du Bois, A. M. 286, 287  
 Du Bois, E. F. 249  
 Duboscq 184, 190, 213  
 Dufrenoy 293  
 Dulzetto 357  
 Dutcher 241  
  
 Edlbacher 114  
 Edmond 118, 131, 132, 239  
 Egorow 151  
 Eidmann 348  
 Einar 115

- Eliasberg 141  
 Emeljanoff 304  
 Emmes 251  
 Enriques 27, 349  
 Essenberg 264  
 Evans 58  
  
 Fabre 234  
 Fähræus 114  
 Falck 20  
 Falk 152, 153, 174, 176, 177, 299, 365  
 Farkas 107, 267  
 Farmer 229  
 Faure 74  
 Fauré-Fremiet 94, 106, 107, 126, 220, 221  
 Ferester 116  
 Ferreira de Mira, M. 153, 160, 161  
 Ferreira de Mira fils 59, 364  
 Ferrero 112  
 Figdor 314  
 Findlay 241, 243  
 Fisch 50  
 Fischer, E. 381  
 Fischer, W. S. 83, 256  
 Flemion 81  
 Fontès 58, 247  
 Fosse 370  
 Frey 82  
 Funk 243  
  
 Gabritschewsky 15  
 Galwialo 154, 157, 161, 178  
 Garner 317  
 Garrault 107, 126  
 Gautier 252  
 Gayda 263  
 Geddes 388, 389, 390, 391, 392  
 Geigy 90  
 Geiser 48  
 Gellhorn 232  
 Genevois 102, 194, 206, 210, 225  
 Gettler 116, 117, 239  
 Geyer 89, 119  
  
 Giaja 230  
 Giard 90, 92, 290, 294, 295, 296, 297, 329  
 Gibert 57  
 Gibson 314  
 Gicklhorn 101  
 Gill 103, 104  
 Gillot 50, 330, 351  
 Giroud 42  
 Giusti 81  
 Gley 44, 69, 87, 115  
 Goebel 36  
 Goetsch 345  
 Goodale 283  
 Goldschmidt 120, 277, 281, 282, 283, 303, 304, 305, 306, 311, 341, 373, 381, 384, 385, 386, 387, 388  
 Golf 48  
 Golowsinskaja 304  
 Gorup-Besanez 118, 239  
 Goslino 112  
 Gostimirovié 151, 160, 180  
 Gotta 242, 244  
 Gould 321  
 Grafe 252, 343  
 Greenwood 79, 357  
 Grosvenor 12  
 Grueter 82  
 Grunberg 151  
 Gsell-Busse 86  
 Gudernatsch 289  
 Guilliermond 30, 39, 292  
 Gulick 229, 230  
 Guyénot 285, 286, 287, 288, 376, 381, 388  
  
 Haines 262  
 Häkansson 155, 157, 161, 162, 163, 166  
 Hamm 301  
 Hammet 45, 55, 56, 57  
 Harms 72, 278, 337, 338  
 Harris, J. A. 131, 250  
 Harris, R. G. 14, 15

- Hartmann 11, 23, 26, 376  
Hartwell 52, 53, 240  
Hatai 241  
Hatérius 86  
Hédon 43  
Hegner 90  
Heilbrunn 102  
Heim 128  
Hendry 252  
Herbst 322, 323  
Hertwig 306, 347, 348  
Hess 116, 232, 233, 234  
Hewer 52  
Heyer 36  
Heymans 251  
Hoek 319  
Holdaway 327, 332  
Holmes 48  
Holweg 74  
Honeywell 116, 125, 126, 258  
Houlbert 244  
Houssay, B. A. 81  
Houssay, F. 51, 326  
Hoyle 116  
Hugounenq 103, 104, 106  
Humphrey 79  
Huxley 261, 282  
Hyman 271, 272, 273, 331  
  
Ingram 83  
Ishiwata 109, 278  
Issaewa 151  
Iwatsuru 237  
  
Jackson 244, 247, 248  
Jameson 187, 188  
Jemma 236  
Jennings 27  
Jolly 82, 116  
Joyet-Lavergne 39, 42, 60, 61, 80,  
94, 111, 133, 143, 173, 174, 176,  
177, 179, 180, 181, 183, 186, 194,  
205, 210, 211, 219, 225, 226, 227,  
234, 239, 240, 267, 298, 299, 302,  
349, 363, 365, 366  
  
Kabishima 229  
Kahn 346  
Kallas 73, 81, 98  
Kammerer 306  
Karbusch 292  
Karr 235  
Kartascheffsky 229  
Kauffmann-Cosla 232  
Kehl 82  
Keilin 281  
Keller 101, 114  
Kellermann 290  
Kellog 88  
Kemp 79  
King 45, 348, 349, 350  
Klatt 89  
Klebs 19, 328  
Kliesiecki 118  
Knight 351  
Kojima 251  
Kollmann 86, 130  
Kopeck 53, 89, 120, 244, 245, 247,  
285  
Korenchevsky, V. 253, 264  
Korentschewsky, W. G. 252  
Kornhauser 91, 302, 303, 304  
Korpatchewska 63  
Kosminsky 304, 305, 306  
Kostitch 59  
Kostytschew 141  
Kourilsky 57  
Kourssanow 291  
Kritch 85  
Krizenecky 83, 84  
Kuckuch 100  
Kudrjawzewa 236  
Kulp 228, 230, 235  
Kun 74  
Kuschakewitsch 348  
  
La Baume 88  
Labbé 46  
Labitte 48  
Ladoff 347

- Lambling 114  
 Lapicque 111, 112  
 Lascano-Gonzalez 81  
 Laurent, E., 330  
 Laurent, J. 37, 49, 137, 138  
 La Valette Saint Georges 278  
 La Vaulx, de 125, 129, 282, 283, 309  
 Lawaczek 236  
 Lawrence 118, 131, 132, 239  
 Le Breton 58, 247  
 Lecloux 224  
 Lefèvre 249  
 Léger 184, 190, 213  
 Lendner 143  
 Lévi 82  
 Lévy 206, 225  
 L'Héritier 45  
 Lienhart 349, 350  
 Lieure 82  
 Liliens Stern 11  
 Lillie 78, 79, 355  
 Lindner 64  
 Lipps 16  
 Lipschütz 57, 73, 75, 76, 77, 78, 81  
 Lloyd 101  
 Loer 44  
 Loisel 389, 390, 391, 392  
 Lomba 242, 243  
 Lombard 43  
 Lorberblatt 152, 153, 174, 176, 177, 299, 365  
 Luntz 323, 346  
  
 Mac Arthur 45, 46, 47, 48, 49, 50, 269, 270, 271  
 Mac Clug 378  
 Mac Kay, E. M. 52  
 Mac Kay, L. L. 52  
 Mäkel 208, 209  
 Magne 230, 231, 235  
 Magnin 290, 293  
 Maignon 108, 109, 112, 113, 114, 123, 125, 126, 133, 134  
  
 Makotine 114  
 Malaquin 324  
 Males 230  
 Manoiloff 115, 140, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 156, 157, 158, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 173, 174, 175, 176, 177, 180, 299, 300, 343, 365, 366  
 Marchal 14  
 Marine 259  
 Marrian 233  
 Martins 97, 98  
 Mason 58  
 Matill 230  
 Maupas 24, 25, 26, 27, 28  
 Mauriac 206  
 Maximow, 10  
 Mayer 61 350  
 Mc Carrison 239, 240, 241, 243, 244  
 Mc Collum 58  
 Mc Isaac 116  
 Mc Phee 314, 315, 316  
 Meisenheimer 73, 87, 88  
 Mendel, G. 314, 375  
 Mendel, L. B. 240  
 Mendès-Corréa 33  
 Mercier 56  
 Mesnil 17  
 Messerle 234  
 Metalnikow 24, 25, 26  
 Meurman 379  
 Meyer 21  
 Meyerstein 244  
 Meyns 286  
 Michaux 239  
 Miller 52  
 Millot 131  
 Milroy 135  
 Minenkoff 151  
 Mitchell, C. W. 346  
 Mitchell, H. H. 239, 262, 263  
 Möbius 319

- Molliard 19, 313, 314, 315, 318, 331, 332, 351  
 Monceaux 343  
 Morgan 92, 378  
 Morquer 293  
 Mühl 195, 197  
 Munerati 9  
 Munilla 237  
 Murisier 86, 289  
  
 Nachtsheim 309  
 Nadson 22, 23  
 Nagai 328  
 Naville 187, 189  
 Needham, D. M. 194, 197, 198, 202, 206, 207  
 Needham, J. 194, 197, 198, 202, 206, 207, 225  
 Negroni 39  
 Nelson 86  
 Nevalonnyi 83, 84  
 Newbiggin 129  
 Nicolas 291  
 Nielsen 153, 164  
 Nishikata 236  
 Nobbe 19  
 Nouel 102  
 Novaro 228, 230  
 Nußbaum 73, 135, 331  
 Nuttal 281  
  
 Oberling 58, 247  
 Ogata 236  
 Ohuye 56  
 Onohara 237  
 Oppel 154  
 Orton 175, 319, 320, 321  
 Osborne 240  
 Oudemans 88  
  
 Paez 81  
 Palladin 236  
 Pantel 309  
 Papanicolau 48  
 Parhon 123  
 Parkes 245, 357  
 Pearl 46, 271, 289  
 Perowosskaja 115, 117, 118, 157, 158, 159, 160, 161, 165, 168, 178, 180  
 Pérez, Ch. 36, 92  
 Pérez, J. 90, 300, 301  
 Perkins, M. 174, 175, 176, 177, 298, 299, 300, 365  
 Perkins, R. C. L. 301  
 Perrin 208  
 Pézard 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 123, 283, 285, 386  
 Pfiffner 86  
 Pflüger 306  
 Philippov 22, 23  
 Phisalix 57  
 Pick 279  
 Pictet 326  
 Pighini 83, 356, 357  
 Pittier 326  
 Plantefol 61, 350  
 Polimanti 130  
 Polonowski 153, 161, 165, 167, 168  
 Ponse 286, 287, 288, 337, 338, 339  
 Popow 151, 158, 165, 167, 168, 174, 177, 344  
 Portier 244  
 Potts 295  
 Poulton 285  
 Prandtl 328  
 Prawdycz-Neminski 161  
 Prell 89, 119  
 Prichard 337  
 Ptaszek 251, 255  
  
 Rabaud 390  
 Radossavlyévitch 59  
 Ramoino 229, 230  
 Randoin 231, 233, 234, 235, 239, 241  
 Rapkine 194, 206, 225, 226  
 Rask 58  
 Rathery 57



- Raynaud 82  
 Reach 111, 130  
 Redenbanch 229  
 Regen 88  
 Regnault 326  
 Reichenow 188  
 Reinhart 160, 161, 164, 258  
 Reiß 202  
 Remotti 60, 61, 62, 210  
 Retzius 278  
 Riddle 81, 82, 83, 84, 112, 116, 118,  
     125, 126, 129, 131, 132, 160, 161,  
     164, 239, 255, 256, 257, 258, 259,  
     260, 261, 262, 265, 266, 267, 277,  
     282, 288, 342, 350, 387, 391, 392  
 Rivkin 119  
 Robson 92, 298  
 Roche 232, 233  
 Roelli 233  
 Rohr 232  
 Rolland 123  
 Roques 52  
 Rosenwald 231  
 Rostand 283, 376  
 Röthler 114  
 Roze 293  
 Russel 320  
 Russo 104, 105, 220  
  
 Sakurai 229  
 Saller 34  
 Salt 301, 302, 303  
 Sand 72, 73, 77, 288  
 Santos 379  
 Sartory, A. 21  
 Sartory, R. 21  
 Satina 140, 141, 142, 144, 151, 152,  
     162, 163, 169, 170, 171, 172, 173,  
     178, 180, 205  
 Schacke 379  
 Schaeffer 58, 247  
 Schaffner 314, 315, 316, 317, 329,  
     330  
 Schimizu 232  
 Schleip 380  
 Schlicher 115  
 Schmidt, A. A. 115, 117, 118, 157,  
     158, 159, 160, 161, 165, 168, 178,  
     180  
 Schmidt, L. 232  
 Schoeller 74  
 Schopfer 20, 21, 30, 63, 64, 65, 143,  
     144, 172, 173, 210, 222  
 Schratz 160, 161, 163, 173, 174, 175,  
     207, 208, 209, 329  
 Schreiber 11  
 Schtzeğlowa 151  
 Schultess-Young 253, 264  
 Schuster 73  
 Schwartz 20  
 Seemann 288  
 Sellheim 289  
 Semichon 14, 124  
 Sexton 282  
 Seybold 163, 171, 172, 173, 174,  
     179  
 Shinoda 232  
 Shull 346, 347  
 Simonnet 54, 59, 230, 231, 233,  
     235, 241  
 Sinéty de 309, 380  
 Sinoto 379  
 Skarynska-Gutowska 229  
 Slonaker 52  
 Smith, G. 12, 13, 73, 92, 93, 94, 118,  
     128, 129, 131, 239, 296, 297, 298,  
     301, 302, 303, 390, 391, 392  
 Smith, H. M. 264  
 Smith, P. E. 81  
 Souba 242  
 Souville 37, 38, 50, 137  
 Spärck 319  
 Spitschakoff 278  
 Sprecher 37, 38, 50, 138, 139, 292,  
     318, 330, 331  
 Steche 89, 119, 391  
 Steele 152

- Steinach 72, 73, 74, 77  
 Steiner 324, 325  
 Stevens 22  
 Stewart 244, 248  
 Stieve 332, 335  
 Stolte 15, 17  
 Stoner 250  
 Straßburger 314, 318  
 Strauß 111  
 Stricker 82  
 Sturtevant 380  
 Suau 343  
 Sullivan 234  
 Sure 58  
 Swingle, W. T. 290  
 Swingle, N. W. 244, 247, 287  
 Symanek 19  
 Talbot 251, 253  
 Tauson 346  
 Télébakowitch 59  
 Terroine 106, 107, 127, 134, 135,  
 235, 236, 252, 253, 280  
 Thomas 261  
 Thompson 388, 389, 390, 391, 392  
 Thivolle 58, 247  
 Timon-David 130  
 Tournois 9, 314, 318, 319  
 Treillard 13  
 Truffi 115  
 Turobinski 232  
 Umrath 101  
 Vandel 16, 17, 18, 91, 304, 351, 352  
 Vandendries 205  
 Van der Stricht 220  
 Vaney 108, 109, 126, 133, 134  
 Van Gayer 130  
 Van Tieghem 19  
 Vatin 82  
 Vellinger 194, 202, 225  
 Vichujitch 251  
 Vinogradow 154  
 Vivier, du (de Streel) 106  
 Vladesco 103  
 Vlès 102, 202  
 Voïnow 127  
 Volterra d'Ancona 45  
 Voronoff 70  
 Walter 46  
 Wann 10  
 Warner 118, 131, 132, 239  
 Warburg 231, 323  
 Weber 118  
 Wedekind 188  
 Weinstock 116  
 Weiß, F. 291  
 Weiß, R. 229, 230  
 Weißmann 12, 13  
 Welch 63  
 Welti 286, 287, 337  
 Wertheimer 52, 126, 136, 232, 233,  
 234  
 Wheeler 285, 309  
 Whitney 346, 347  
 Wilckens 81  
 Wilkins 241  
 Willier 79  
 Wilson 378  
 Witschi 78, 79, 80, 306, 307, 308,  
 348, 353, 354, 355, 376, 381, 383,  
 384, 392  
 Wladimirow 154  
 Wolf 252  
 Woodruff 24, 25, 26  
 Woronin 19  
 Wurmser 194, 206, 225  
 Yampolsky 314  
 Yaoï 234  
 Yuh 79  
 Zarolska 126  
 Zawadowsky 76, 83, 283, 284  
 Zeimet 152  
 Zikes 20  
 Zimmermann 11  
 Zondek 81  
 Zunz 252, 253  
 Zweibaum 27



**Protoplasma.** Internationale Zeitschrift für physikalische Chemie des Protoplasten. — International Journal of the Physical Chemistry of Protoplasm. — Archives internationales de Chimie Physique du Protoplasma. — Archivio internazionale di Chimica Fisica del Protoplasma. Unter besonderer Mitwirkung von **Robert Chambers** (New York) und **William Seifriz** (Philadelphia). Herausgegeben von **Prof. Dr. Josef Spek** (Heidelberg) und **Prof. Dr. Friedl Weber** (Graz)

*Die Zeitschrift erscheint in zwanglosen Hefen, von denen 4—5 einen Band von etwa 40 Druckbogen bilden. Subskribenten werden die einzelnen Hefte zu einem Vorzugspreis geliefert, der nach Erscheinen des Schlußheftes eines Bandes erlischt. Der Preis des ganzen Bandes erfährt somit für Nicht-Subskribenten eine Erhöhung.*

Es liegen vor:

Band I—XI vollständig 1926—1930. Zusammen 850 RM

# PROTOPLASMA- MONOGRAPHIEN

herausgegeben von

**R. Chambers** (New York), **E. Fauré-Fremiet** (Paris), **H. Freundlich** (Berlin), **E. Küster** (Gießen), **F. E. Lloyd** (Montreal), **H. Schade** (Kiel), **W. Seifriz** (Philadelphia), **J. Spek** (Heidelberg), **W. Stiles** (Birmingham)

Redigiert von

**F. Weber** (Graz) und **L. V. Heilbrunn** (Philadelphia)

Band I: **The Colloid Chemistry of Protoplasm** by **L. V. Heilbrunn** (University of Michigan). 356 S. Mit 15 zum Teil farbigen Abbildungen Gebunden 21 RM

.. II: **Hydrogen-ion Concentration in Plant Cells and Tissues.** By **J. Small** (University of Belfast). Mit 28 Abb. (XII und 421 S.) 1929 Gebunden 30 RM

.. III: **Pathologie der Pflanzenzelle. Teil I: Pathologie des Protoplasmas** von **E. Küster** (Universität Gießen). Mit 36 Textabbildungen. (VIII u. 200 S.) 1929 Gebunden 15 RM

.. IV: **Chemie des Protoplasmas** von **Alexander Kiesel** (Univers. Moskau). Mit 1 Textabb. (VIII u. 302 S.) 1930 Gebunden 20 RM

In Vorbereitung sind folgende Bände:

Temperature and living matter by **J. Bělehrádek** (Masaryk University Brno)

Permeability by **S. C. and M. M. Brooks** (University of California)

Electrostatics of Protoplasm by **J. Gieckhorn** (Prag), translated by **J. Small and C. T. Ingold**

Movement and Responae in Amoeboid Organism by **S. O. Mast** (Johus Hopkins University, Baltimore)

Mechanismus der Enzymwirkung von **F. F. Nord** (Physiolog. Institut Tierärztl. Hochschule Berlin)

Die Muskelzelle von **A. Pischinger** (Universität Graz)

Elektrische Umladungen in Protoplasten von **H. Pfeiffer** (Bremen)  
Physikalische Chemie der Reifung und Befruchtung von **J. Runnström** (Universität Stockholm)

The structure of protoplasm by **W. Seifriz** (University of Pennsylvania)

Ökologie der Pflanzenzelle von **VL. Ůlehla** (Masaryk Universität Brno)

Osmotische Zustandsgrößen von **A. Ursprung** (Universität Freiburg [Schweiz])





Date Due

ONE MONTH AFTER THE LAST  
DATE STAMPED BELOW

[illegible]

QH591  
P 946  
v. 5

Protoplasma-monographien 40-855

## University of Hawaii Library

### RULES

1. Books may be kept two weeks and may be renewed once for the same period, except 7 day books and magazines.
2. A fine of two cents a day will be charged on each book which is not returned according to the above rule. No book will be issued to any person incurring such a fine until it has been paid.
3. All injuries to books, beyond reasonable wear, and all losses shall be made good to the satisfaction of the librarian.
4. Each borrower is held responsible for all books drawn on his card and for all fines accruing on the same.



